A Monsieur le Prof. [illegible] hommage de l'auteur.

C. M. Wenyon.

Untersuchungen an parasitischen Flagellaten

II. Teil

Die Gattungen Devescovina, Parajoenia, Stephanonympha, Calonympha. — Über den Parabasalapparat — Über Kernkonstitution und Kernteilung

von

C. Janicki

Mit 17 Figuren im Text und 6 Tafeln

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«, Bd. CXII, Heft 4

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1915

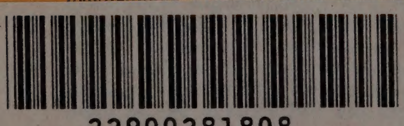
Inhalt.

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** — Der Herausgeber **Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**



Untersuchungen an parasitischen Flagellaten.

II. Teil.

Die Gattungen Devescovina, Parajoenia, Stephanonympha, Calonympha. — Über den Parabasalapparat. — Über Kernkonstitution und Kernteilung.

Von

C. Janicki,

Privatdozent und Assistent an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Mit 17 Figuren im Text und Tafel XIII—XVIII.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Wohl mit zum Anziehendsten, was das Mikroskop dem Zoologen zu enthüllen vermag, gehören die in überwältigender Individuenzahl und in wechselndem Formenreichtum im Enddarm von Termitenarbeitern vorkommenden parasitischen Flagellaten. In einer rötlichen Flüssigkeit suspendiert, mit Holzpartikelchen aller Art durchmengt, bilden sie einen lebendigen Brei zartester Gestalten, die unter nie ruhender, wogender Arbeit ihrer langen Geißeln fortwährend in Bewegung erhalten werden; kaum daß einige wenige Gattungen die Fähigkeit haben, sich zeitweilig an der Darmwandung festzusetzen. Erstaunt fragt man sich, wie finden sie alle ihren Weg, wie bleiben sie unversehrt in dem dichten Getümmel? Aber über diese Fragen hinweg fesselt uns ihr Bau; ist es doch eine einzige Zelle, die hier, geschützt gewissermaßen vor rauher Außenwelt, in einem ihr ohne Zweifel zusagenden Medium die höchsten Triumphe des organischen Gestaltungsvermögens feiert.

Ich bin in der glücklichen Lage, über Parasitenformen aus zwei exotischen Termitengattungen verschiedener Provenienz berichten zu können. Das in vorliegender Abhandlung bearbeitete Material stammt erstens aus *Calotermes castaneus* Burm. in Honolulu, mitgebracht im Jahre 1908 von Prof. F. Silvestri (Portici) und zweitens aus *C.* (*Cryptotermes*) *grassii* Silv. in Iquique (Chile), zugesandt im Jahre 1905 von Prof. De Vescovi. Das wertvolle Material war im Besitz von Prof. B. Grassi in Rom und in dessen Auftrag ist der unter 2) genannte Teil im Jahre 1905 von Frl. Dr. Anna Foà in einem vorläufigem Bericht kurz beschrieben worden; an weiteren Studien wurde Frl. A. Foà durch ihre *Phylloxera*-Untersuchungen verhindert. Während meines Aufenthalts im Laboratorium des Herrn Prof. Grassi ist mir das gesamte Material zur Bearbeitung gütigst anvertraut worden. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Grassi, auch an dieser Stelle herzlichsten Dank! Durch Beschäftigung mit andern Fragen und durch äußere Umstände hatte sich die Fertigstellung der vorliegenden Arbeit leider beträchtlich hinausgezogen.

Bezüglich der Untersuchungsmethoden sei zunächst erwähnt, daß ich nur das hawaische Material in lebendem Zustand in meine Hände bekommen habe; zum Teil war dieses bereits auf Ausstrichpräparaten, die Herr Prof. Silvestri in vorzüglicher Art und Weise besorgt hatte, festgelegt. Vom chilenischen Material standen mir ausschließlich Aus-

strichpräparate und Schnittserien, angefertigt von Frl. A. Foà zur Verfügung. Das lebende Material bestand aus einer Anzahl Termiten, die in einem etwa 20 cm langen Zweigstückchen enthalten waren. Aus besonderer Rücksicht auf das wertvolle Material habe ich die Untersuchung im lebenden Zustand auf das allernötigste beschränkt.

Die angewandten Fixierungs- und Färbemethoden waren die gebräuchlichen. Schaudinnsche, Herrmannsche, Flemmingsche und vom Rathsche Lösung dienten als Fixierungsmittel; gefärbt wurde vor allem mit Eisen-Hämatoxylin, außerdem aber stets zur Kontrolle mit Delafields Hämatoxylin bzw. mit Hämalaun, für Kontrastfärbungen diente Eosin. Die Paraffinschnittmethode, welche in beiden Fällen Verwendung fand, wurde nur für einige spezielle Fragen zu Rate gezogen.

A. Spezieller Teil.

I. Flagellaten aus Calotermes castaneus Burm. (Honolulu).

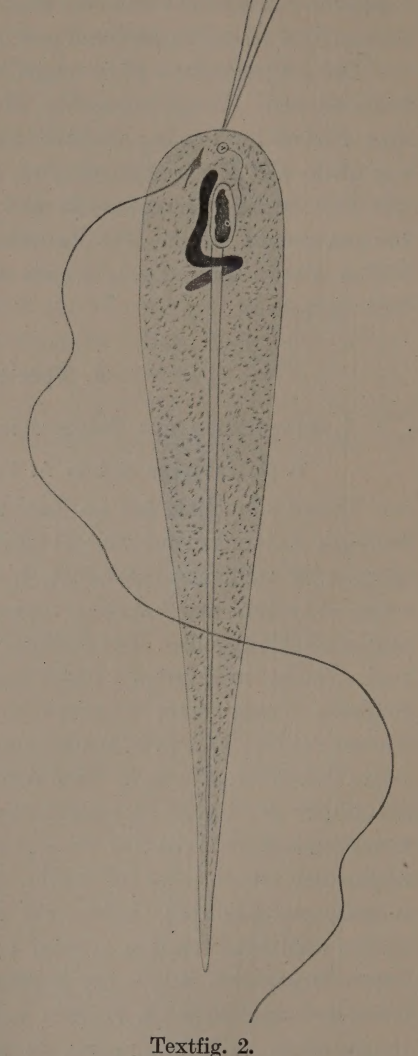
1. Devescovina striata A. Foà, var. hawaiensis Janicki.

Dieser Flagellat, der an Zahl alle übrigen im Termitendarm vertretenen Gattungen bei weitem übertrifft, hat gestreckte Gestalt, vorn mehr oder weniger abgerundet, hinten spitz auslaufend. Der Geißelapparat besteht aus drei nach vorn gerichteten zarten Geißeln und einer starken Schleppgeißel. Die Größe schwankt innerhalb geringer Grenzen und erreicht im Maximum 0,055 mm. Es lassen sich zwei Formen, die ungleich häufig sind, unterscheiden: eine schlankere, sehr gemeine Form (Textfig. 1, 2, S. 576) und eine breitere, welche viel seltener auftritt (Taf. XIII, Fig. 2, 3). Bei dieser letzteren beträgt die Breite etwa die Hälfte der Länge oder mehr und mißt bis 0,025; bei jener ist das betreffende Verhältnis nur etwa 1:5 und die Breite beträgt bei gleichbleibender Länge etwa 0,010 mm. Die breiten Formen erscheinen im allgemeinen plumper, indem ihr Hinterende nicht in eine scharfe Spitze ausläuft, sondern stumpf endet. Auch in bezug auf manche innere Organellen zeigen die beiden Formen Unterschiede. Ich fasse die selteneren, dickeren Formen von *Devescovina* einfach als Entwicklungsstadien auf; ich meine, es sind Flagellaten, die eine gewisse Reife erlangt haben und vor der Teilung stehen.

Im lebenden Zustand erscheint oft der Vorderkörper von dem spitzen Hinterkörper deutlich abgesetzt, die Schleppgeißel ist in der aus Textfig. 1 ersichtlichen Lage angebracht. Das im großen und ganzen abgerundete Vorderende bildet im Leben einen zugespitzten

nasenförmigen Fortsatz aus, der die Flagellen trägt, und äußerst lebhafte, gewissermaßen umhertastende Bewegungen ausführt, während die langen Geißeln fortwährend schlagen.

Die Beschaffenheit der Körperoberfläche ist für die Species charakteristisch. Die zarte, aber doch immerhin formbestimmende Pellicula läßt an ihrer äußeren Oberfläche eine Striatur entstehen; diese erstreckt sich nicht kontinuierlich über die ganze Länge des Flagellats, wie etwa bei



Textfig. 1.
Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki. Nach dem Leben. Vergr. 700.

Textfig. 2.
Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki. Die vorherrschende »schmale« Form. Hermannsche Lösung, E.-H. Vergr. 2200.

Lophomonas striata, vielmehr wird sie aus Gruppen von Stäbchen aufgebaut, welche Gruppen sowohl transversal wie longitudinal

aneinanderschließen und die mehr oder weniger wechselnde Verlaufsrichtung der Stäbchen jeder einzelnen Gruppe erkennen lassen (Taf. XIII, Fig. 1). Vielleicht, daß durch wechselnde Anordnung der Stäbchen gewisse Kontraktionsrichtungen des Tierchens sozusagen vorgezeichnet sind, vergleichbar etwa den in verschiedenen Richtungen angeordneten Muskeln, mit dem Unterschied freilich, daß im Fall des Flagellats die Striatur entschieden wohl das passive Element darstellt, bestimmt durch ihre Widerstandsfähigkeit der Kontraktion des im Innern eingeschlossenen Plasmas eine Richtung aufzuzwängen. Die Verteilung der Stäbchengruppen ist aus Fig. 1 ersichtlich; man bemerkt, daß die vorderste Körperpartie keine Striatur aufweist. Im Leben erscheinen die Stäbchen als doppelt konturierte, stark lichtbrechende Gebilde und man gewinnt den Eindruck von ihrer außerordentlichen Zartheit und Vergänglichkeit: beim längeren Beobachten der Tiere in lebendem Zustand wird die Striatur deformiert und löst sich von der Körperoberfläche in Form von unregelmäßig angeordneten feinsten Stäbchen ab. Eine ähnliche Erscheinung habe ich oft bei *Lophomonas striata* beobachtet.

Die gerippte Struktur der Körperpellicula kommt bei Flagellaten an verschiedenen Stellen des Systems vor; mir ist sie bekannt von *Polymastix melolonthae* Grassi, von *Polymastix* spec. Mackinnon und von der schon genannten *Lophomonas striata* Bütschli. Wir finden somit diese Erscheinung in wesentlich übereinstimmender Form in zwei Familien der Ordnung *Polymastigina*, nämlich bei Tetramitidae — wohin die Gattung *Devescovina* gehört (s. w. unten) — und Polymastigidae, sowie ferner unter den Hypermastiginen bei *Lophomonas*. Mackinnon suchte auf Grund einer ähnlichen Ausbildung der Striatur bei *Lophomonas* und *Polymastix* unter Heranziehung auch andrer Merkmale eine Verwandtschaft zwischen den Polymastigidae und Lophomonadidae zu begründen (58). Indessen liegen hier entschieden Konvergenzerscheinungen in bezug auf ein rein äußeres, mit dem eigentlichen Bau des Flagellats nicht zusammenhängendes Merkmal vor und eine systematische Verwertung dieser Eigenschaft erscheint mir ausgeschlossen. Die allgemeine Bedeutung dieses Erwerbs dürfte in einer Verfestigung des Flagellatenkörpers liegen; bei der starren *Lophomonas striata* wird dieses Ziel in viel vollkommenerem Maße als bei *Devescovina* erreicht.

Das Körperplasma ist dichtkörnig und gleichartig in allen Teilen des Tieres; nur in besonderen Fällen, wovon später die Rede sein wird, habe ich wabige Struktur des Plasmas beobachtet. Als Nahrungsein-

schlüsse im Plasma wird Holz gefunden, mitunter recht große Stücke, welche sich durch die ganze Länge des Flagellats hindurchziehen. Bakterien entsinne ich mich nicht als Einschlüsse in *Devescovina* angetroffen zu haben. Gelegentlich findet man in größerer Anzahl anscheinend fettartige, kugelförmige Gebilde von homogener Beschaffenheit im Plasma, vielleicht Umsetzungsprodukte im Stoffwechsel des Flagellats. Dieselben können in einer großen regelmäßig runden Vacuole angesammelt sein, oder sind in beträchtlicher Anzahl im ganzen Mittelkörper des Tieres verteilt. Sie haben Ähnlichkeit mit andern Granulationen, welche ich weiter unten bei *Oxymonas granulosa* beschreiben werde, doch hebe ich besonders hervor, daß diese Gebilde hier bei *Devescovina* nur ganz gelegentlich, mehr ausnahmsweise, angetroffen werden.

Unweit vom vorderen Körperende liegt der längliche Kern eingebettet; seine Gestalt ist länglich-oval bis schwach birnförmig. Im Leben schimmert der Kern nur undeutlich durch, und was ich hier über Kernstruktur mitteile, bezieht sich auf konservierte und gefärbte Präparate. Die Kernmembran hebt sich außerordentlich scharf ab. Typisch für *Devescovina* auf gefärbten Präparaten ist es, daß der Kerninhalt sich öfters mehr oder weniger weit von der Kernmembran zurückzieht. Außer *Stephanonympha silvestrii* forma minor zeigt kein andres neben *Devescovina* vorkommendes Flagellat die gleiche Erscheinung, im Gegenteil sind die Kerne prachtvoll konserviert. Dieser Umstand hatte mich anfänglich zweifeln lassen, ob die Zurückziehung des Kerninhalts bei *Devescovina* ein Kunstprodukt wäre, und am Leben war eine Nachprüfung leider nicht mehr möglich. Auch auf Schnittpräparaten beobachtet man nicht selten Kerne mit zurückgezogenem Inhalt. Jetzt nehme ich an, daß tatsächlich eine durch Reagentien hervorgerufene Schrumpfung vorliegt, daß aber zugleich eine besondere Disposition im Bau des Kernes, speziell in der Art und Weise wie das Kerngerüst an die derbe Kernmembran anschließt, gegeben ist.

Der eigentliche Kern weist sehr dichte Struktur auf und nimmt Farbstoffe intensiv an. Das Chromatin ist in größeren und kleineren Körnern verteilt; oft sind dieselben sehr ungleichmäßig an einzelnen Stellen des Kernes angesammelt. Ein echtes centrales Karyosom ist nicht vorhanden. Hingegen fällt in den meisten Fällen ein peripher gelegenes, manchmal der Kernmembran dicht angeschmiegtes großes Korn auf, das ich als Binnenkorn bezeichnen will (Taf. XIII, Fig. 4); seltener ist dasselbe vorn, meist hinten am Kern angebracht und läßt sich wohl vergleichen mit dem gleichfalls vorherrschend peripher angebrachten Binnenkorn in den Kernen von *Calonympha* (s. w. unten).

Eine Stütze findet der Kern in dem stark entwickelten, wenn auch zart glashell aussehenden Achsenstab. Der Kern scheint in den vorderen Teil des Achsenstabes gleichsam eingesenkt zu sein (Taf. XIII, Fig. 5); von hier aus zieht der Achsenstab sich allmählich verschmälernd nach hinten, bis er in der Regel vor dem hinteren Kopfende aufhört (Taf. XIII, Fig. 2 und 3). Im Leben kann das Plasma des Tieres sich stark kontrahieren und nach vorn verdichten; alsdann ragt ein großer Teil des Achsenstabes, vielleicht mit einem minimalen Plasmaüberzug, hinten heraus. Zusammengesetzt wird der Achsenstab aus feinsten Fasern, und es hat den Anschein, als ob dieselben nur locker in die Konstitution des voluminösen Achsenstabs eingingen; wenigstens gelingt es nicht mit Eisenhämatoxylin den Achsenstab als Ganzes zu schwärzen, was etwa bei *Lophomonas blattarum*, wo die Fasern dicht zu einem relativ dünnen Stab zusammentreten, leicht erreicht wird. Wie sich die Fasern des Achsenstabs verhalten, nachdem sie den Kern erreicht haben, ist außerordentlich schwer zu verfolgen. Sicher dürfte eine direkte Beziehung von wenigstens einigen Fasern des Achsenstabs zum Blepharoblasten nach Analogie von *Joenia* bzw. *Lophomonas* anzunehmen sein. Andeutungen von einem solchen Verhalten habe ich beobachtet.

Vorn über dem Kern liegt der bereits genannte deutliche rundliche Blepharoblast, an dem man bei geeigneter Differenzierung eine abgrenzende Membran sowie einige wenige mit Eisenhämatoxylin sich färbende Körnchen als Inhalt nachweisen kann (Taf. XIII, Fig. 2, 3, 4 und 7); auch mit Eosin ist der Blepharoblast gut darstellbar. Aus den Blepharoblasten entspringen drei feine, überkörperlange Flagellen. Hingegen steht die nach hinten gerichtete Schleppgeißel mit dem Blepharoblasten nicht in Verbindung; sie scheint selbständig im Plasma aus einem nur schwer nachweisbaren Basalkorn zu entspringen. Die Schleppgeißel ist als ein Bändchen ausgebildet, ihre Länge übertrifft diejenige des Körpers. Unmittelbar neben dem Ursprung der Schleppgeißel, in derselben Richtung wie diese hinziehend, liegt ein noch rätselhaftes Organell, das ich aber provisorisch als Schleppgeißelscheide auffassen will (Taf. XIII, Fig. 2, 3 und 4). Es ist ein cuticulares, gestreckt-hakenförmiges Gebilde, welches, wie mir scheint, den Anfangsteil der Geißel scheidenartig aufnehmen kann und auf die Richtung der Schleppgeißel während der Bewegung von Einfluß sein dürfte. Doch sind, wie gesagt, diese Fragen sehr schwer zu entscheiden. Eigentümlicherweise findet sich diese »Scheide« in fast genau derselben Ausbildung an der Schleppgeißel bei der Gattung *Parajoenia*, welcher Flagellat sonst sehr

abweichend gegenüber *Devescovina* gebaut ist, mit ihr aber stets im gleichen Darm vorkommt. Übrigens kommt das gleiche Organell in ähnlicher Form auch der näher verwandten Gattung *Foaina* zu.

Bereits im Leben läßt sich unterhalb des Kernes ein starker Faden in Spiralform wahrnehmen. Dieser Faden ist von A. Foà zum erstenmal richtig beobachtet und mit dem sogenannten »Collare« von *Joenia* homologisiert worden. Auf fixierten und gefärbten Präparaten erkennt man die Komplikation dieses Organells, das ich Parabasalapparat genannt habe (47). Im vorliegenden Fall besteht der Parabasalapparat in der Hauptsache aus einem langen Schlauch von auf der ganzen Länge sich gleichbleibendem rundlichen Querschnitt, einem Schlauch, welcher vom apicalen Pol des Kernes, an dessen deutliche Kernmembran angeschmiegt, nach hinten zieht und hier um den an den Kern sich anschließenden Teil des Achsenstabes in zwei bis acht Spiralgängen sich herumwindet (Taf. XIII, Fig. 2, 3, 4 und 5). Der Schlauch ist als Parabasalkörper nach meiner Nomenklatur zu deuten und bildet den Hauptbestandteil des ganzen Apparates. Der Körper wird durch Methoden dargestellt, die auch bei andern Gattungen das entsprechende Gebilde sichtbar machen (s. w. unten das Kapitel: Über den Parabasalapparat); das ihn zusammensetzende Plasma ist außerordentlich dicht und homogen. Die Ausbildung des Parabasalkörpers ist verschieden, je nachdem wir die schmalen oder breiten Formen von *Devescovina* vor uns haben. Bei den ersteren zählt man ein bis zwei Windungen des Parabasalschlauches (Textfig. 2), bei den letzteren deren drei bis acht. Ich habe schon früher betont, daß ich die Formen mit vielen Windungen des Parabasalschlauches einfach als fortgeschrittene Stadien der andern betrachte; immerhin aber kommt dem maximal entwickelten Parabasalapparat auch eine gewisse systematische Bedeutung zu: bei *D. striata* aus chilenischen Termiten habe ich niemals mehr Spiraltouren, als sie sonst den schmächtigen Formen der Varietät *hawaiensis* zukommen, beobachtet.

Vom apicalen Ende des Parabasalschlauches entspringt ein feiner, schwer nachweisbarer Faden, der mit dem Blepharoblasten in Verbindung steht und von mir als Parabasalfaden bezeichnet worden ist (Taf. XIII, Fig. 2 und 4). Auf geeignet differenzierten Präparaten sieht man, daß der Faden an dem ganzen Parabasalkörper entlang läuft, und zwar auf dessen der Medianachse zugekehrten Seite, und demnach eine Stütze für den plasmatischen Parabasalkörper abgibt. Außer dem Parabasalfaden entspringt aus dem Blepharoblasten eine schmale Lamelle (die ich früher für einen Faden gehalten habe); sie zieht

nach hinten und schmiegt sich dem Kern an; ihr weiteres Schicksal, nachdem sie in Berührung mit dem Kern gekommen ist, fällt es schwer zu analysieren (Taf. XIII, Fig. 2, 3 und 4). Meiner Ansicht nach trägt die Lamelle dazu bei, den Kern in seiner Lage zu verfestigen bzw. gewissermaßen aufzuhängen, und ist sicher mit einem Teil des äußerst komplizierten, von GRASSI bei *Joenia* studierten Suspensorialapparats zu homologisieren. Ich bezeichne die in Rede stehende Lamelle als Suspensoriallamelle. Nach einem später zu schildernden Teilungsbild zu urteilen, ist es wahrscheinlich, daß die Suspensoriallamelle in ihrer Entstehung auf die persistierende Desmose des Blepharoplasten zurückzuführen wäre (Fig. 13). Als eine Einzelheit, deren Bedeutung mir unklar geblieben ist, muß die Ansammlung von bacterienartigen Körnchen im Umkreis des obersten Abschnittes des Achsenstabs, dort wo dieser von den Spiralen des Parabasalapparates umschlossen wird, verzeichnet werden. Die Körnchen werden nur gelegentlich beobachtet, und färben sich stark mit Eisenhämatoxylin. Vielleicht, daß sie mit kornartigen Gebilden, welche während der Kernteilung um die Kerne auftreten, zu identifizieren sind.

Über die Art der Nahrungsaufnahme kann ich leider nach direkter Beobachtung nicht berichten; das beschränkte Material, das mir zur Verfügung gestanden hatte, war mir zu wertvoll, um es für längere Untersuchungen im lebenden Zustand, welche ja mit dem Eingehen der Tiere enden, zu verwerten. Im Übrigen konnte ich keine prädisponierte Mundstelle nachweisen; das vordere Körperende, wo die Striatur der Pellicula fehlt, kommt meiner Ansicht nach als Mundstelle nicht in Betracht; es liegen da gerade die wichtigsten Organellen des Tieres vereinigt. Angesichts der zum Teil sehr großen Holzstückchen, welche von *Devescovina* bewältigt werden, nehme ich an, daß die ganze Körperoberfläche, etwa wie bei *Lophomonas blattarum*, an der Nahrungsaufnahme beteiligt ist, und daß die dabei entstehende Wunde fast momentan verheilt. Doch betone ich die Notwendigkeit unmittelbarer Beobachtung im lebenden Zustand.

Es muß hier noch eine besondere, selten vorkommende Form von *Devescovina* genannt werden, welche nur gelegentlich beobachtet wird und offenbar einen bestimmten Zustand im Entwicklungscyclus vorbereitet (Taf. XIII, Fig. 5). Es sind Flagellaten mit auffallender Reduktion des Plasmakörpers, aus der spärlichen Plasmamasse ragt weit nach hinten der starke Achsenstab heraus. Ferner ist das Plasma dadurch charakterisiert, daß es jeglicher Nahrungseinschlüsse entbehrt und außerordentlich schön wabige Struktur zum Vorschein

treten läßt. Der Kern zeigt keine Besonderheiten, der Parabasalapparat ist sehr stark entwickelt. Einzelheiten bezüglich des Geißelapparats waren schwer zu studieren; doch sind eine typische Schleppgeißel und drei zarte Geißeln vorhanden. Diese Formen erinnern mich an Individuen von *Lophomonas blattarum*, welche sich zur Encystierung vorbereiten. Doch habe ich bei *Devescovina* niemals Cysten angetroffen. Sicher handelt es sich um ausgereifte Exemplare, worauf der Parabasalapparat hindeutet, welche wohl einer besonderen Bestimmung entgegengehen.

Für das Studium der Teilungsvorgänge ist *Devescovina* ein verhältnismäßig sehr günstiges Objekt. Als erstes Anzeichen der beginnenden Kernteilung tritt eine Lockerung des spiraligen Parabasalschlauches auf; die Spirale wird gewissermaßen auseinandergerollt und das ursprünglich nach hinten schauende Ende des Schlauches gelangt nach vorn in direkte Nähe des apicalen Endes zu liegen; dabei scheint der Schlauch eine bedeutende Verdickung und Verkürzung zu erleiden. Doch sind diese Stadien sehr selten zu beobachten. Verschiedene Zustände der Entrollung des Parabasalkörpers wurden von mir beobachtet. Nicht möglich war es mir hingegen, die Kontinuitätstrennung des Parabasalschlauches festzustellen; eine solche muß aber bestimmt geschehen, weil alle weiteren Stadien, die wir jetzt zu betrachten haben, durch die Gegenwart zweier gleich ausgebildeter schlauchartiger Parabasalkörper ausgezeichnet sind (Taf. XIII, Fig. 6 und folg.). Sicher ist etwaige Voraussetzung von dem Schwunde des alten Parabasale und von der Neubildung zweier Tochterparabasalia auszuschließen.

Die Kernteilung geschieht unter dem dirigierenden Einfluß einer stabförmigen extranucleären Spindel. Die erste Entstehung dieser Spindel ist nun eine außerordentlich schwierige und undankbare Aufgabe. Ich muß überhaupt erwähnen, daß während bestimmte Stadien bis zum Überfluß fast stets angetroffen werden, andre sich fast vollkommen der Beobachtung entziehen, und dieses letztere gilt eben für die Anlage der Spindel. Doch konnte das eine mit voller Sicherheit festgestellt werden: daß die Spindel unabhängig vom Blepharoblasten gebildet wird. Das bekräftigen Stadien, wo in Gegenwart der schon weit entwickelten Spindel der Blepharoblast noch ungeteilt verbleibt (Taf. XIII, Fig. 7; hier hatte sich die gegenseitige Lage von Kern und Blepharoblast verschoben gegenüber der normalen), und ferner Bilder, wo die selbständige Teilung des Blepharoblasten neben der bereits vorhandenen Spindel deutlich vor die Augen tritt (Taf. XIII, Fig. 10, 11). An den Polen der Spindel sind Centriolen — wenn auch nicht immer

leicht nachweisbar — angebracht (Taf. XIII, Fig. 8, 9, 10); folglich dürfte die Desmose eines außerhalb des Kernes gelegenen Centralgebildes den Ursprung der Spindel abgeben. Die Spindel setzt sich aus vielen dicht aneinanderliegenden Fasern zusammen und zeichnet sich durch starke Affinität zu Eisenhämatoxylin aus. In ihrer Gesamtheit erscheint sie, wie gesagt, stabförmig und ist in eine Vertiefung des bläschenförmigen Kernes eingesenkt, ein Verhalten, das von andern Flagellaten her schon genügend bekannt ist (Taf. XIII, Fig. 6 verdeutlicht diese Lage der Spindel, wobei die Spindelachse senkrecht zur Papierebene zu denken ist). Doch braucht die Spindel anscheinend nicht von Anfang an diese typische Lage in bezug auf den Kern einzunehmen. So habe ich einmal beobachtet, wie die Spindel mit Centriolen und Parabasalkörpern recht weit vom abseits gelegenen Kern ihre Lage hatte. Die Richtung der Spindel in bezug auf die Achsenverhältnisse des Tieres läßt keine strenge Regel erkennen. Auf sämtlichen von mir beobachteten Stadien übertrifft die Spindel an Länge den Durchmesser des Kerns. Die zwei durch Teilung entstandenen Parabasalkörper stehen unter Vermittlung kurzer Parabasalfäden mit den Spindelpolen, wie bereits angedeutet, in Verbindung; und zwar scheint es mir, daß die Centriolen es sind, welche den Kontakt mit den Parabasalia bewahren, was in Anbetracht des sonstigen Zusammenhangs mit dem Blepharoblasten im Ruhezustand bemerkenswert wäre. Im übrigen liegen die Parabasalkörper frei im Plasma und ihre Gestalt läßt vermuten, daß sie keinen äußeren Formbestimmungen unterworfen bleiben. Während der hier geschilderten Vorgänge ist der alte Achsenstab des zur Teilung sich anschickenden Tieres nicht mehr sichtbar, er ist offenbar resorbiert worden.

Der Kern selbst bewahrt jetzt wie auf allen folgenden Stadien seine deutliche Kernmembran. Der Kerninhalt zeigt sich, wie in der Regel auch im Ruhezustand, von der Kernmembran zurückgezogen, doch läßt sich jetzt eine gleichmäßig grobkörnige Zusammensetzung des Kerninhaltes wahrnehmen. Allem Anschein nach dürfte während der Metaphase das Chromatin in groben Körnern, die wohl als Chromosomen zu bezeichnen wären, verteilt sein. Ihre Zahl ist mehr als 20, doch eignen sich die vorliegenden Flagellaten zu exakten Chromosomenuntersuchungen keineswegs. Das Verhalten des Binnenkornes während der Teilung läßt sich nicht verfolgen. Ein Stadium der weit fortgeschrittenen Anaphase, das in Fig. 11 abgebildet ist, zeigt das Chromatin in einer Form, die ich mit den »chromatischen Streifen« im Kern von *Lophomonas blattarum* entsprechenden Stadiums vergleichen

möchte. Bei *Lophomonas* werden diese streifen- bis kolbenförmigen Gebilde nach meinen Untersuchungen durch das Zusammentreten von kornartigen Chromosomen gebildet, und der gleiche Ursprung ist in hohem Grade wahrscheinlich für die in Fig. 11 dargestellten Streifen von *Devescovina*. Dieser Streifen zählt man vier; ich wiederhole es, daß die Streifen als solche sicher wohl keine Chromosomen sind, sondern plurivalente Elemente. Auch in den Telophasen ergibt sich Übereinstimmung mit *Lophomonas blattarum*, indem nunmehr wieder die Streifen in ihre Chromosomen zerfallen; diese treten außerordentlich dicht zusammen und bedingen sehr kompakte Struktur der Kerne. Mit der beginnenden Rekonstruktion der an beiden Polen angebrachten Chromatinmassen fällt die biskuitförmige Durchschnürung der Kernmembran zusammen (Taf. XIII, Fig. 12). Nunmehr entfernen sich die beiden Tochterkerne, welche lange Zeit hindurch noch die dichte Struktur des Kerninnern beibehalten, voneinander und in demselben Maße wächst die extranucleäre Spindel, welche dabei in einen dünnen Faden ausgezogen wird; dieser ist aber aus vielen Fasern zusammengesetzt. Zu erwähnen wäre noch das Auftreten von kleinen, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzenden Körnern im Umkreis der Tochterkerne (Taf. XIV, Fig. 14 und 15). Ihre Bedeutung ist mir nicht klar, vielleicht sind sie mit den Körnern, welche um den oberen Teil des Achsenstabes im Ruhestadium gelegentlich angetroffen werden (s. oben), identisch. Ähnliche Gebilde sind u. a. von Martin und Robertson bei *Trichomonas* bzw. *Trichomastix* als »chromatic blocks« beschrieben worden, und zwar bei *Trichomonas gallinarum* in einer Linie der Basis der undulierenden Membran entlang angeordnet, ferner von Alexeieff bei *Trichomonas augusta* aus *Bufo calamita* in der Umgebung des Kernes wie in der Begleitung des Achsenstabs, als »grains sidérophiles« bezeichnet und ganz neuerdings auch von Kuczynski als »spezifische Granula«.

Wie immer bei der Teilung ist das Schicksal der Geißeln nicht leicht zu verfolgen. Doch glaube ich Anhaltspunkte zu haben, daß von den vier Geißeln je zwei den Tochtertieren zugewiesen werden, die fehlenden müssen in jeder Hälfte neu gebildet werden. Über die speziellen Fragen der Insertion von Geißeln während der Teilung kann ich leider keine bestimmten Angaben machen; in manchen Fällen scheint es, als ob jede von den alten Geißeln ihr eigenes Basalkorn besäße. Doch wüßte ich nicht, diesen Befund mit dem Ursprung sämtlicher Geisseln aus einem Blepharoblasten in Einklang zu bringen.

Hier schließe ich noch einen Befund an, der in Fig. 13 wiedergegeben ist. Ob das hier dargestellte Stadium etwa auf die früher geschilderte,

gelegentlich beobachtete Form von *Devescovina* mit reduzierter Plasmamasse direkt zurückführbar ist, möchte ich dahingestellt sein lassen. In einem abgerundeten, jedoch nicht mit einer besonderen Cystenhaut versehenen Plasmaleib erblicken wir einen noch in Ruhestand befindlichen Kern, während eine deutliche Spindel, die senkrecht zu dessen längeren Durchmesser angeordnet ist, wahrnehmar ist. Mit den Spindelpolen anscheinend in Verbindung stehen zwei deutliche Parabasalkörper, wohl Teilungsprodukte des mütterlichen Parabasalkörpers. Die Tochterblepharoblaste nehmen polare Lage ein, sie stehen noch in Verbindung vermittelst eines Fadens, offenbar ein Überrest der Blepharoblastdesmose. Schon früher habe ich hervorgehoben, daß die Suspensoriallamelle des Kernes möglicherweise auf die Blepharoblastdesmose zurückzuführen ist.

Sobald die Spindel zwischen den polar auseinanderweichenden, regelmäßig runden Tochterkernen eine bestimmte Länge erreicht hatte (Taf. XIV, Fig. 15), begegnet man einer Differenzierung in ihrem Umkreis, welche zur Bildung von einer Art Scheide führt; es ist ein homogenes, helleres Plasma, das durch eine mehr oder weniger scharfe Grenze von dem übrigen Körperplasma geschieden ist. Namentlich die fettartigen Kugeln sammeln sich gelegentlich im Umkreis der Scheide an und lassen auf diese Weise deutlich die Eigenart des dieselbe zusammensetzenden Plasmas erkennen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß das homogene Plasma im nächsten Connex mit der fadenförmig ausgezogenen sich stark färbenden Spindel entsteht. In der Folge wiederholt sich der Vorgang, der bei *Joenia* nach Grassi und Foà, bei *Lophomonas blattarum* nach meinen Untersuchungen bereits bekannt ist, wenn es auch namentlich im letztgenannten Fall einer Sicherung durch Zwischenstadien bedarf: die Spindel nimmt bei *Devescovina* mitsamt dem scheidenartig ausgebildeten Plasma V-Form an und läßt sich u. a. schon dadurch als Grundlage für die Achsenstäbe der neu entstehenden Tochtertiere erkennen (Taf. XIV, Fig. 16). Gerade gegenüber den Zweifeln, welche in der neuesten Zeit bezüglich dieses Vorgangs aufgetaucht sind, muß ich die außerordentliche Klarheit und Unzweideutigkeit der Bilder, welche die Gattung *Devescovina* in dieser Hinsicht liefert, ausdrücklich betonen. Die beiden etwa wurstförmigen Parabasalkörper stehen mit den Spindelpolen in Beziehung, zeigen aber vorderhand noch keine Aufrollung. Die Anlagen der Achsenstäbe wachsen nunmehr in die Länge, sie weisen am Hinterende noch eine gemeinsame Strecke auf, im übrigen aber nehmen sie den Charakter des definitiven Organells an; der Spindelfaden in ihrem Innern ist

nicht mehr sichtbar. Die Kerne scheinen in löffelartige Aushöhlungen an den freien Enden der Achsenstabanlagen eingebettet zu sein, ähnlich wie bei *Joenia* der Kern im »mestolo« GRASSIS ruht; spätere Beziehungen der Achsenstäbe zu den Kernen, welch letztere ihre runde Gestalt der Telophasen mit der typischen, etwa birnförmigen des definitiven Stadiums ersetzen, sind leider wegen der glashellen Beschaffenheit der voluminösen Achsenstäbe kaum zu analysieren. Die Parabasalkörper beginnen jetzt um die vorderen Teile der Achsenstäbe sich spiralig herumzuwinden. Von den stabartigen Gebilden in Fig. 17, Taf. XIV, führe ich zwei auf die Anlage der Schleppgeißelscheide zurück.

Daß eine bloße Längsteilung auf dem in Fig. 17 abgebildeten Stadium zur Bildung zweier Tochtertiere führt — nachdem die Geißeln zum Teil neu gebildet worden sind — ist evident und dürfte auch tatsächlich verwirklicht sein. Multiple Kernteilung, welche zur Bildung mehrkerniger Formen, wie gelegentlich bei *Lophomonas blattarum*, geführt hätte, habe ich niemals beobachtet. Cystenzustand ist unbekannt[1].

2. Parajoenia grassii n. g. n. sp.

Diese durch bedeutende Komplikation ihres Baues ausgezeichnete Form gehört zu den selteneren Parasiten im Enddarm der Hawaischen Termiten; außerdem tritt sie in sehr wechselnder Zahl bei verschiedenen Termitenindividuen auf. Die Körpergestalt ist gestreckt-oval, im Querschnitt ist der eine transversale Durchmesser kleiner als der andre, so daß der Körper zusammengedrückt erscheint. Vorder- und Hinterende sind im Körperumriß in der Regel nicht besonders unterschieden; manchmal hat es aber den Anschein, daß der Vorderkörper spitzer gegenüber dem abgerundeten Hinterende hervortritt. Die Länge des Tieres beträgt durchschnittlich 0,043 mm, der längere Querdurchmesser 0,025 mm.

Wie bei der Gattung *Joenia* ist der Vorderkörper mit einer großen Anzahl Geißeln versehen (Taf. XIV, Fig. 18). Gleichfalls in Übereinstimmung mit der genannten Gattung der südeuropäischen Termiten zieht ein mächtiger, den Kernapparat stützender Achsenstab durch den ganzen Körper hindurch. Schließlich erinnert ein borstenartiger Flagellenbesatz an der hinteren Körperhälfte an die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Joenia*. Was aber in der äußeren Morphologie als ein wichtiger Unterschied in die Augen springt, ist der Besitz einer starken

---

[1] Wegen der Gattungsdiagnose s. weiter unten bei der typ. Art. (S. 633.)

Schleppgeißel, im inneren Bau hingegen vor allem die eigenartige Entfaltung des Parabasalapparats.

Die Körperbedeckung erscheint bei der vorliegenden Gattung ausnehmend zart und schwach entwickelt; keinerlei Skulptur an der dünnhäutigen Pellicula läßt sich wahrnehmen. Wenn auch die allgemeine Körpergestalt ungeachtet dieses Umstands stets bewahrt bleibt — weitgehende Metabolie scheint nicht vorzuliegen — so macht sich der Mangel einer festeren Umhüllung bei der Präparation der Tiere bemerkbar, indem Konservierungsflüssigkeiten, welche bei den andern Flagellaten desselben Ausstrichs ausgezeichnete Resultate ergeben, hier offenbar zu intensiv wirken und in der Mehrzahl der Fälle Bilder zustande bringen, welche einer genauen Analyse manche Schwierigkeiten bereiten.

Das körnige Plasma läßt keine besondere Scheidung in Ecto- und Entoplasma erkennen; im vorderen Körperdrittel erscheint das Plasma feinkörniger und durchsichtiger. Von gewissen bestimmt lokalisierten Einschlüssen im *Parajoenia*-Körper wird später die Rede sein.

Der, wie schon gesagt, mächtig entwickelte, meist geradlinig verlaufende Achsenstab ragt hinten oft ein wenig über die Körperoberfläche hinaus, vorn tritt er als Stützapparat mit dem Kern und indirekt wohl auch mit andern Organellen in Beziehung. Auf gefärbten Präparaten erscheint er von glasartig heller Beschaffenheit, mit deutlicher Längsfaserung, in keinem Fall den Farbstoff aufspeichernd. Ob die Struktur des Achsenstabs wirklich auf Existenz von Fasern oder aber von lamellösen Gebilden wie bei *Joenia* beruht, ist in meinem Fall nicht zu entscheiden. Der Achsenstab ist umgeben von einer stärkeren membranösen Scheide (= »membranella del mestolo« bei *Joenia*); diese umschließt auch vollkommen das freie hintere Ende des Stabes (Taf. XIV, Fig. 22*a*), während sie vorn, unter kelchähnlicher Ausbreitung, an der Befestigung des überaus komplizierten Flagellarapparates zu partizipieren scheint. Eine Einkrümmung des hinteren Endes des Achsenstabes innerhalb des Körperplasmas, wie bei *Joenia*, wird nicht beobachtet; ebensowenig ist ein terminales Knöpfchen (»oliva«) vorhanden.

In der vorderen Körperhälfte erleidet der Achsenstab eine Erweiterung und in diese senkt sich eine nach hinten gerichtete Ausbuchtung des Kernes hinein, wodurch ein fester Ruhepunkt für den großen und sehr eigentümlich gestalteten Kern gewonnen wird (Taf. XIV, Fig. 18—21). Es erinnert das bis zu einem gewissen Grade an die löffelähnliche Aushöhlung im Achsenstab von *Joenia*, welche gleichfalls den Kern beherbergt, eine Einrichtung, welche Grassi veranlaßt hatte, den Achsen-

stab »mestolo« zu nennen. Die Gestalt des Kernes scheint mir nun in jeder Beziehung durch diese stützende Wirkung des Achsenstabes beeinflußt zu sein, und es dürften wohl wenige Kerne im Tierreich vorliegen, die so weitgehend durch statische Momente in der Zelle modifiziert wären. Es hält schwer, die durchaus asymmetrische Gestalt des Kernes in zwei Worten wiederzugeben. Seine Hauptmasse kann, bei gewöhnlicher Lage des Tieres im Präparat, mit einem pilzhutartigen Gebilde, und zwar in dessen seitlicher Ansicht, verglichen werden, wobei die convexe Wölbung nach vorn, gegen das Insertionsfeld der Flagellaten schaut; im Querschnitt aber ist der Kern nicht rund, wie der herangezogene Vergleich es involvieren würde, sondern in der Richtung der größeren Transversalachse des Tieres gestreckt. Die hintere concave Wölbung geht in die oben genannte Ausbuchtung des Kernes über, diese letztere ist aber nicht central angebracht, sondern nach der einen Seite zu bald mehr, bald weniger verschoben; außerdem entspringt dieselbe, wenn man den Kern im Querschnitt betrachtet, nicht als direkte Fortsetzung seiner Hauptmasse nach hinten, sondern als Fortsetzung eines seitlich am Kern vorspringenden Wulstes, weshalb dem Kern auf dem Querschnitt die in Fig. 20a, Taf. XIV, dargestellte Gestalt zukommt. (Genauer ausgedrückt: legt man durch den Kern eine Schnittebene hindurch, und zwar senkrecht zur Papierfläche der Fig. 20, so bekommt man vom Kern das in Fig. 20a dargestellte Bild; der seitliche Vorsprung, welcher in Fig. 20 deutlich sichtbar ist, erscheint unverkennbar in Fig. 20*a*, und er ist es, der die Ausbuchtung in den Achsenstab hineintreibt.) Die Begrenzung des Achsenstabes, welch letzterer wie gesagt die hintere Ausbuchtung des Kernes aufnimmt, begleitet eine Strecke weit die concave Wölbung des Kernes; weiterhin breitet sich nach vorn die membranöse Scheide des Achsenstabes, wie schon erwähnt, etwa kelchartig aus und dürfte mit den übrigen Organellen des vorderen Körperendes in gewisse Beziehungen treten. Die glashelle Substanz des Achsenstabes selbst ist, nachdem dieser mit dem Kern in Berührung getreten ist, nicht weiter zu verfolgen. Das gilt aber nur für die Hauptmasse der Achsenstabsubstanz, die hier an der hinteren Kernoberfläche offenbar die Grenze ihrer Ausbreitung nach vorn findet; zwei spangenartige Fortsätze des Achsenstabes setzen sich hingegen nach vorn fort und umgreifen gabelartig den vorhin genannten über die seitliche Kernoberfläche vorspringenden Wulst, um sich vorn über der convexen Kernwölbung wieder miteinander zu vereinigen. Diese Spangen sind infolge ihrer gleichfalls glashellen Beschaffenheit nicht in allen Fällen nachzuweisen (vgl. auch

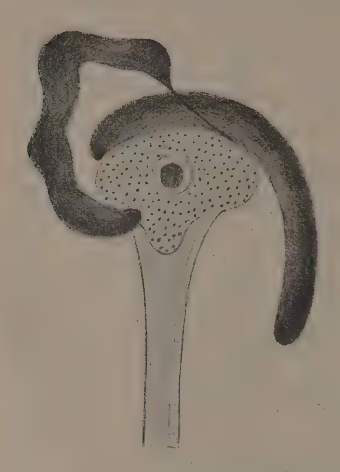
Fig. 22). Derart erhält der Kern, durch die Beteiligung des Achsenstabes, im *Parajoenia*-Körper seinen festgefügten Platz.

Von der äußeren Gestalt des Kernes zu dessen innerer Struktur übergehend habe ich hervorzuheben, daß auch in dieser Hinsicht der Kern von *Parajoenia* unter den übrigen Flagellaten im Darm Hawaischer Termiten bis zu einem gewissen Grad eine Sonderstellung einnimmt. Er läßt sich in bezug auf seine Zusammensetzung weder mit demjenigen von *Devescovina*, noch mit dem von *Stephanonympha* vergleichen; hingegen liegt ziemlich weitgehende Übereinstimmung mit der Gattung *Foaina* vor. Bei der Gattung *Joenia* der europäischen Termiten herrschen wiederum ganz andre Verhältnisse vor. Der große Kern von *Parajoenia* ist im ganzen als chromatinarm zu bezeichnen. Der von einer zarten Membran umschlossene Kernraum birgt fein und gleichmäßig verteiltes, etwa staubartiges Chromatin in sich; eine besondere lininartige Grundlage für dieses letztere läßt sich nicht nachweisen[1]. Selten central, meist mehr oder weniger seitlich verschoben, liegt in einer großen Vacuole ein ansehnlicher regelmäßig runder Binnenkörper. Die Ausbildung der hellen Vacuole im Umkreis dieses letzteren ist sicher nicht auf bloße Wirkung der Reagentien zurückzuführen. Der Binnenkörper selbst erscheint von homogener dichter Struktur und ist mit Kernfarbstoffen stets stark färbbar. Differenzierungen innerhalb desselben konnte ich nicht wahrnehmen. Die Gegenwart des Binnenkörpers während des Ruhezustandes ist durchaus konstant und für den Kern von *Parajoenia* sehr charakteristisch.

Was bei Betrachtung von gefärbten Präparaten an *Parajoenia* sofort in die Augen fällt, ist der ausnehmend stark und nach einem durchaus eigenen Modus entwickelte Parabasalapparat. Dieser besteht während der Teilungsruhe aus zwei schlauchförmigen Parabasalkörpern, welchen eine eigenartige, durch das Studium sehr zahlreicher Individuen von mir als konstant erschlossene Lagerung in der nächsten Nähe des Kernes zukommt (Taf. XIV, Fig. 18, 19, 20, 21, Textfig. 3). Der eine Parabasalschlauch ist bogenförmig gekrümmt und begleitet auf einem Teil seines Verlaufs die vordere convexe Wölbung des Kernes, indem er sich diesem dort anschmiegt. Der andere Schlauch ist ausgesprochen seitlich verschoben, und zwar, wie ich jetzt schon hervorheben will, nach der Seite zu, welche den Blepharoblasten und

[1] Bezüglich der scheinbar fädigen Anordnung einer Anzahl von Chromatinkörnchen in dem in Fig. 21, Taf. XIV, reproducierten Kern muß ich hervorheben, daß solch eine deutliche Anordnung aus meiner Originalzeichnung nicht zu entnehmen war.

die Schleppgeißel trägt. Dieser letztere Parabasalkörper nimmt viel komplizierteren Verlauf, der oft schwer zu entziffern ist. Doch kann durch vergleichende Untersuchung festgestellt werden, daß zwei knieförmige Beugen die Gestalt des Parabasalschlauches bestimmen. Mit seinem proximalen Abschnitt legt sich der Schlauch der hinteren concaven Wölbung des Kernes an, begibt sich sodann unter Bildung einer Beuge nach vorn, womit die direkte Berührung mit dem Kern aufgegeben wird und kehrt schließlich in scharfer Knickung wiederum gegen die vordere Fläche des Kernes zurück. Die erstgenannte Beuge des in Rede stehenden Schlauches sowie der eine seitliche Abschnitt des bogenförmigen Parabasalkörpers kommen dabei in direkte Nachbarschaft zu liegen, und beide Teile des Parabasalapparats finden sich in der Höhe des Blepharoblasten. Auf geeigneten Präparaten läßt sich an einem jeden Schlauch ein stützender Faden nachweisen, der nach der von mir angewendeten Nomenklatur als Parabasalfaden zu bezeichnen ist (Taf. XIV, Fig. 21). Namentlich an der blepharoblastlosen Seite ragt an einem jeden Schlauch der Parabasalfaden rankenartig heraus. Bei einer bestimmten Differenzierung mit Eisenhämatoxylin kommen die Parabasalfäden außerordentlich scharf borstenartig zum Vorschein, während die Parabasalkörper selbst an Deutlichkeit zurücktreten. Der Zusammenhang der Parabasalkörper mit dem Blepharoblasten läßt sich nur in wenigen günstigen Fällen nachweisen. Er wird vermittelt durch zwei kurze geschlängelte Fädchen, die ich gleichfalls Parabasalfäden benenne (Taf. XIV, Fig. 18); die wohl sehr wahrscheinliche Verbindung dieser letzteren mit den eben genannten stützenden Fäden ließ sich in Anbetracht der Schwierigkeit, beide Gebilde in demselben Tier gleichzeitig zu Gesicht zu bekommen, bis jetzt nicht beobachten.



Textfig. 3.

Parajoenia grassii n. g. n. sp. Kern, vorderer Teil des Achsenstabs, Parabasalapparat. HERMANNsche Lösung, E.-H. Vergr. 3000.

Der Blepharoblast ist stets, wie gesagt, seitlich in einer gewissen Entfernung vom Kern angebracht (Taf. XIV, Fig. 18, 19, 21). Er ist kugelförmig von Gestalt, an Größe bleibt er in der Regel hinter dem Binnenkörper zurück; seine Umgrenzung ist deutlich, anscheinend membranös,

inwendig lassen sich einige wenige stärker färbbare Körnchen erblicken. Den Blepharoblasten mit gewünschter Deutlichkeit darzustellen, gelingt keineswegs immer. Für eine Auffassung des Blepharoblasten als zweiten Kern liegt hier ebensowenig wie bei *Devescovina* genügender Grund vor.

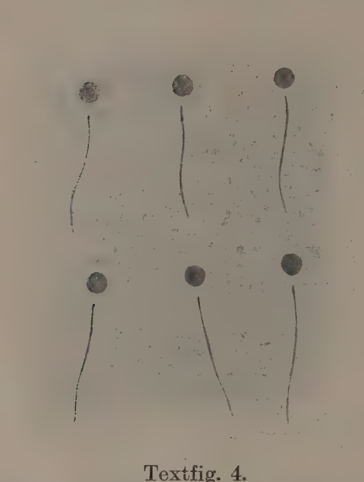
Die starke Schleppgeißel, welche etwa die Körperlänge des Flagellats erreicht, erinnert durchaus an die bei *Devescovina* geschilderten Verhältnisse. Auch hier entspringt sie in der Nähe des Blepharoblasten, ist aber, so weit ich beobachten konnte, mit demselben nicht verbunden. An ihrer Ursprungsstelle ist hier die von *Devescovina* her bekannte Schleppgeißelscheide, und zwar in auffallend übereinstimmender Entwicklung, vorhanden. Die Schleppgeißel wird bald innerhalb, bald außerhalb der Scheide liegend beobachtet. Die Funktion der Scheide dürfte die gleiche sein wie bei *Devescovina*.

Die langen, überaus zarten Flagellen sind, wie schon gesagt, in sehr großer Anzahl am vorderen Körperende angebracht. Die Asymmetrie, welche durch die Lage des Blepharoblasten, durch die Ausbildung des Parabasalapparates und andres mehr bedingt wird, drückt sich auch in der Anordnung der Geißeln aus. Dieselben sind im großen und ganzen in zwei langgestreckten, beinahe linearen Feldern angebracht, welche apical in einer gewissen Entfernung voneinander ungefähr in Halbkreisen hinziehen (Taf. XIV, Fig. 18). Doch dürfte die gesamte Scheitelfläche von Flagellen bedeckt sein und die halbkreisförmigen Linien lediglich durch dichtere Ansammlung derselben längs bestimmter Züge zum Ausdruck gelangen, in welchem Umstand übrigens eine gewisse Parallele zur Gattung *Joenia* sich nicht leugnen läßt (vgl. Grassi 37, Fig, 5—6, S. 245). Der Flagellenbesatz nimmt den Vorderkörper nicht gleichmäßig in Anspruch, vielmehr erstreckt sich namentlich das proximale Geißelfeld an der blepharoblastlosen Seite weiter nach hinten, als an der entgegengesetzten Seite. Über die Insertionsart der Flagellen kann ich sagen, daß jede Geißel mit einem einfachen winzigen Basalkorn in Verbindung steht; dieselben sind aber in konserviertem Zustand schwer darstellbar, wie überhaupt die schon genannte Empfindlichkeit des Flagellats gegen Reagentien sich namentlich in der äußeren Scheitelregion störend bemerkbar macht; in der Fig. 18 sind die winzigen Basalkörner nicht eingetragen.

Der hintere Körperteil, etwa im letzten Drittel der Gesamtlänge, ist mit spärlichen, anscheinend in Querreihen angeordneten, borstenartigen Geißeln bedeckt. Ob dieselben, wie bei der Gattung *Joenia* unbeweglich bleiben, habe ich im Leben keine Gelegenheit gehabt zu entscheiden. An der Basis einer jeden Geißel kann ich bei günstiger

Färbung je ein rundliches Körperchen, das sich färberisch genau wie die Substanz der Parabasalkörper verhält, nachweisen (Textfig. 4). Dieser Befund erinnert mich an ähnliche Gebilde, die sich bei der Gattung *Spirotrichonympha* Grassi der Spiralansatzlinie der Flagellen entlang angebracht finden (»serie di corpiceiuoli tondeggianti lungo le linee spirali dei flagelli«, Grassi 37, S. 729). Sollte es sich bei der Gattung *Parajoenia* um winzige Parabasalkörper handeln, dann wäre die Frage nach der Beweglichkeit der hinteren Geißeln wohl eher im positiven Sinne zu beantworten.

Die vorstehende Beschreibung der Gattung habe ich noch in zwei Punkten zu ergänzen. Oftmals wird ein eigentümliches stabartiges Gebilde, das die Farbstoffe ziemlich intensiv aufnimmt, in der Nähe des Kernes beobachtet. An Länge kommt dieses Staborgan dem längeren Querdurchmesser des Kernes ungefähr gleich, es liegt annähernd in der Richtung des Achsenstabs, doch fast stets einseitig schräg gestellt. Mit dem Achsenstab selbst steht es in keinerlei direkter Beziehung, unterscheidet sich auch färberisch von demselben; hingegen zeigt das Gebilde lokale Abhängigkeit von den oben beschriebenen zwei Spangen, welche einen Teil des Kernes umgreifen, indem es gerade in dem von den Spangen umschlossenen Gebiet sich ausspannt (Taf. XIV, Fig. 18, 20). Daß hier bereits die extranucleäre Spindel vorliegen sollte (s. w. u.), kommt mir nicht wahrscheinlich vor. Vielleicht wird sich dieses Organell mit einem der Bestandteile des so kompliziert gebauten Vorderendes von *Joenia* homologisieren lassen; doch sind weitere diesbezügliche Beobachtungen nötig.



Textfig. 4.
Parajoenia grassii n. g. n. sp. Borstenartige Geißeln am Hinterende. Hermannsche Lösung. E.-H. Vergr. 3650.

Mit einiger Reserve erwähne ich hier zweitens einen lacunären Apparat, der auf manchen Präparaten sich beobachten läßt, der aber entschieden auch im lebenden Zustand nachgeprüft werden muß, was mir leider nicht möglich gewesen war. Derselbe besteht aus zwei Kanalsystemen, wovon das eine mehr oder weniger genau den von den zwei Spangen des Achsenstabes eingeschlagenen Verlauf wiederholt, das

andre hingegen nach außen von den Parabasalkörpern, diese gewissermaßen begleitend, zu liegen kommt; dieses letztere dürfte demnach unmittelbar unterhalb der zwei Flagelleninsertionsfelder sich erstrecken (Taf. XIV, Fig. 22). Nachdem ich der Frage besondere Aufmerksamkeit geschenkt habe, kann ich mit Sicherheit sagen, daß zwischen den beiden Kanalsystemen ein Zusammenhang besteht; auf weitere Einzelheiten einzugehen ist mir allerdings nicht möglich.

Kleinere und größere Holzfragmente werden im Plasma beobachtet. Über die Art der Nahrungsaufnahme kann ich aus direkter Beobachtung nicht berichten. Doch dürfte die gesamte Körperoberfläche, mit Ausnahme des vorderen Drittels, zur Aufnahme der Holzpartikeln befähigt sein. Bildung von Lobopodien, wie bei *Joenia*, habe ich nicht beobachtet, möchte aber diesen Vorgang durchaus nicht ausschließen. Bei starker Eisenhämatoxylin-Färbung wird man gewahr, daß in vielen Fällen ein bestimmt geformtes Häufchen von fein zerbröckeltem Holz in der Nähe des hinteren Körperendes um den Achsenstab herum sich angebracht findet. Ob hier eine Ansammlung von Excrementen vorliegt, mag dahingestellt bleiben.

Was die Teilung anbetrifft, so kann ich bei der vorliegenden Form nur fragmentarische Angaben machen, welche aber immerhin erlauben, den Vorgang in seinen wesentlichen Zügen in den von verwandten Flagellaten her bekannten Rahmen einzufügen. Oftmals, bevor noch irgendwelche Anzeichen für die beginnende Kernteilung vorliegen, wird die Zahl der Parabasalkörper verdoppelt beobachtet. Je zwei derselben liegen in der Weise aneinandergrenzend, daß sie in ihrer Gesamtheit je einem einzigen Parabasale entsprechen und auf den ersten Blick von einem solchen kaum unterschieden werden, womit die Annahme einer einfachen Querteilung nahe gelegt wird. Das Verhalten des Parabasalkörpers würde demnach demjenigen bei *Devescovina* entsprechen. Die Anlage der stabförmigen extranucleären Spindel ist hier, wiederum in Übereinstimmung mit *Devescovina*, von dem Blepharoblasten anscheinend ganz unabhängig. Eine frühzeitige Verdopplung des Binnenkörpers habe ich beobachtet, doch kann ich nicht verbürgen, ob dieser Vorgang immer der Teilung vorausgeht; in der Folge werden die bzw. der Binnenkörper aufgelöst und in der Metaphase bereits ist von einem solchen Gebilde nichts zu sehen. Die Kernmembran bleibt entsprechend dem mehrfach bei Termitenflagellaten angetroffenen Typus während der Teilung erhalten. Es kommt weder zur Ausbildung eines chromatischen Fadens, wie bei *Joenia*, noch zum Auftreten von größeren kornartigen Chromosomen, wie bei *Lophomonas*; das Chromatin scheint in fein ver-

teilter Form die Teilung durchzumachen. Die Textfig. 5 und 6 illustrieren einzelne Stadien der Kernteilung. Kaum dürfte es einem Zweifel unterliegen, daß hier wie bei verwandten Formen, der Achsenstab seine Grundlage der in die Länge wachsenden extranucleären Spindel verdankt. Das Verhalten der Flagellaten während der Teilung zu studieren ist bei *Parajoenia* mit großen Schwierigkeiten verbunden und würde eine eigens darauf gerichtete Untersuchung erfordern.

Mehrkernige Formen sind von mir nicht beobachtet worden. Cystenzustand ist nicht bekannt.

Diagnose der Gattung *Parajoenia*:

Körper oval. Vorderende mit asymmetrisch in großer Anzahl vorwiegend längs zweier halbkreisförmiger Felder angebrachten langen Geißeln; Schleppgeißel mit Schleppgeißelscheide, sowie ein seitlich vom Kern angebrachter Blepharoblast vorhanden; der stark entwickelte Parabasalapparat aus zwei in der Nähe des Kernes asymmetrisch angeordneten Schläuchen bestehend. Ein starker Achsenstab ist vorhanden. Typ.-Art: *P. grassii* Janicki. Im Enddarm von *Calotermes castaneus* Burm., Honolulu.

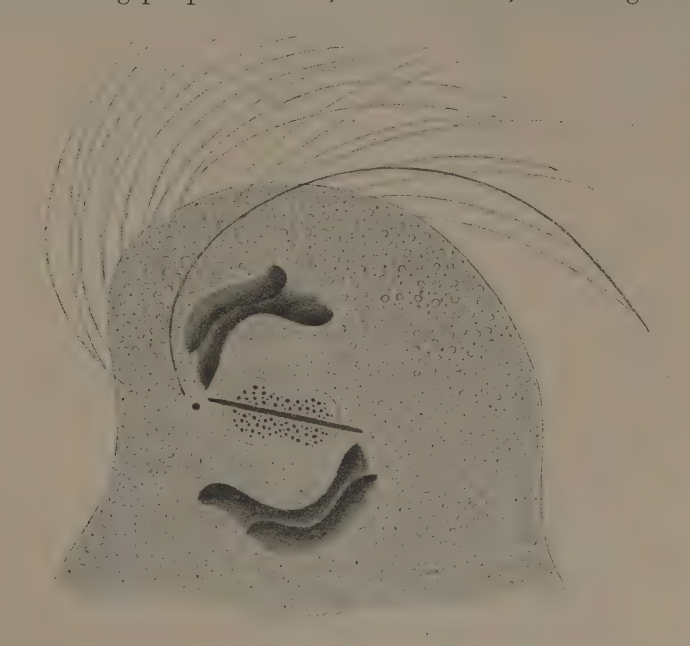
3. Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp.

Die vorliegende vielkernige Form ist der größte Flagellat im Darm der hawaischen Termiten und vertritt in der überreichen Parasitenfauna dieser Wirte gewissermaßen die Stellung, welche im Darm von chilenischen Termiten von der verwandten Gattung *Calonympha* A. Foà eingenommen wird. Wie ich schon a. a. O. erwähnt habe, kommt die Gattung *Stephanonympha* in ein und demselben Darm regelmäßig in zwei sich deutlich voneinander unterscheidenden Formen vor, welche ich aber dennoch z. Z. nicht als zwei besondere Species einschätze. Die beiden Modalitäten mögen als Forma minor bzw. Forma major auseinandergehalten werden, auf den vermutlichen Charakter dieser Differenz komme ich später zu sprechen.

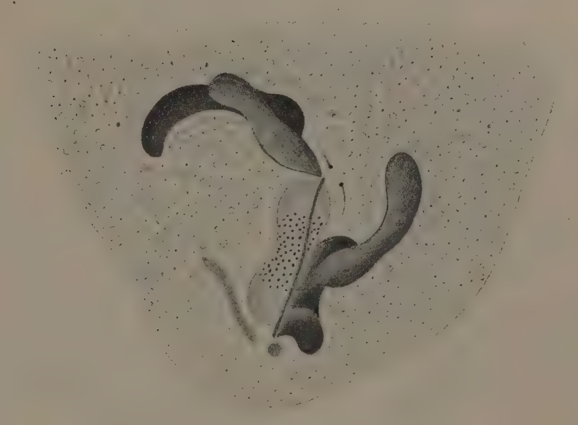
a. Forma minor.

Die Körpergestalt ist oval bis birnförmig, wobei im letzteren Fall das Vorderende das schmälere ist; diese verschiedenen Zustände sind nicht konstant, sondern von der Metabolie des Körpers abhängig, welche fast ausschließlich und in sehr ausgedehntem Maße dem vorderen, mit Kernkränzen und Geißeln ausgestatteten Pol zukommt. Der längere Durchmesser des Flagellats beträgt etwa 0,069 mm, auch bedeutend kleinere Formen werden beobachtet.

Am Leben läßt sich sehr deutlich die vordere, kernetragende Zone von der Hauptmasse des Tieres unterscheiden. Während diese letztere, also etwa die hinteren zwei Drittel, mit größeren und kleineren Holzfragmenten vollgepfropft erscheint, ist die vordere, rüsselartig vorstülp-



Textfig. 5.
Parajoenia grassii n. g. n. sp. Kernteilung. HERMANNsche Lösung. E.-H. Vergr. 3000.



Textfig. 6.
Parajoenia grassii n. g. n. sp. Kernteilung. Behandlung wie in Fig. 5.

bare Körperpartie entweder ganz frei von solchen, oder mit denselben nur sehr schwach gefüllt und infolgedessen mehr von klarem, durchsichtigem Aussehen. Im vorderen Körperteil sieht man im Leben die Kerne schwach durchscheinen, ebenso die Bündel der Achsenfäden. Äußerlich kleben dem Tiere Holzpartikelchen und vor allem lange Bakterienfäden an; diese sind öfters namentlich am Hinterende sichtbar. Infolge dieses Besatzes mit Fremdbestandteilen kann das Tier nicht selten unförmliche, klumpenartige Gestalt zum Vorschein tragen. Indem die anhängenden Bakterien vibrieren, erweckt es den Anschein, als wäre der Körper allseitig von Flagellen bekleidet; ich betone aber, daß es sich nur um einen Schein handelt. Von einem ähnlichen, nach dem Leben beobachteten Haftenbleiben fadenartiger Mikroorganismen an dem von Geißeln freien Körperteil bei *Calonympha grassii* berichtet A. Foà in ihrer vorläufigen Mitteilung.

Die den Körper begrenzende Pellicula ist außerordentlich dünn, trotzdem aber in hohem Maße resistent; sie verleiht dem Körperumriß die regelmäßige ovale Gestalt, welche namentlich im konservierten Zustande stets bewahrt bleibt. Die Pellicula ist ferner ausgezeichnet durch ihre durchaus charakteristische Skulptur. Wenn man die Immersionslinse scharf auf die Oberfläche des Flagellats einstellt, gewahrt man an der Pellicula unregelmäßig zerstreute, winzige, kurze Stäbchen, welche in der Regel etwas dunkler gefärbt sich von dem homogenen Grunde deutlich abheben (Taf. XIV, Fig. 24). Auf den ersten Blick ist man geneigt, in dieser Bildung Bakterien zu sehen. Doch hatte mich eine vergleichende Untersuchung belehrt, daß eine solche Annahme unrichtig ist. Wenn ich die Stäbchen als unregelmäßig zerstreut geschildert habe, so muß ich doch hinzufügen, daß ein gewisses Gleichmaß in ihrer Verteilung sich nicht verkennen läßt, derart, daß sie im großen und ganzen an allen Stellen gleich dicht liegen. Bereits dieser Umstand spricht gegen die Bakteriennatur der fraglichen Gebilde. Von entscheidender Bedeutung ist nun aber die Tatsache, daß den zwei Formen der Gattung *Stephanonympha* eben zweierlei spezifisch verschiedene Art der Pelliculaskulptur zukommt: bei der Forma major ist die Pellicula mit runden bis ovalen Körperchen besetzt, welche im übrigen in ähnlicher Weise überall gleichmäßig, wie bei Forma minor, verteilt sind (Taf. XIV, Fig. 23*a* u. *b*). In Fällen, wo durch ein Zusammentreffen von ungünstigen Bedingungen die Kernverhältnisse des Flagellats im gefärbten Präparat nicht auf den ersten Blick deutlich ins Auge fallen — und diese entscheiden, ob die eine bzw. die andre Form vorliegt — kann man überhaupt die Zugehörigkeit eines gegebenen Exemplars von *Stephanonympha* zur Forma

minor bzw. major eben an der Pelliculastruktur erkennen, und nachträglich erst durch sorgsame Prüfung der Kerne bestätigt finden[1]. Die noch etwa übrigbleibende Erklärungsmöglichkeit, es läge eine stets zutreffende Auswahl von Bakterien vor, so daß an der Forma minor nur die eine, an der Forma major nur die andre Bakterienart haften bliebe, ist ohne weiteres von der Hand zu weisen. Überdies lassen sich tatsächlich aufgefressene und in der Nähe der Körperoberfläche liegende Bakterien leicht von den in Rede stehenden Skulpturen unterscheiden. Der Bau der Pellicula kann am besten durch Vergleich von Flächen- und Profilbildern klargestellt werden; auf diese Weise überzeugt man sich, daß die Pellicula nach außen knöpfchenartige bzw. leistenförmige Vorsprünge treibt, welche auf Präparaten die Farbe, gegenüber der fast farblos bleibenden Grundfläche, etwas intensiver festhalten. Die Tüpfelung der Pellicula erstreckt sich über den ganzen Körper, auch über die geißeltragende vordere Körperpartie, hier freilich in etwas spärlicherer Entwicklung.

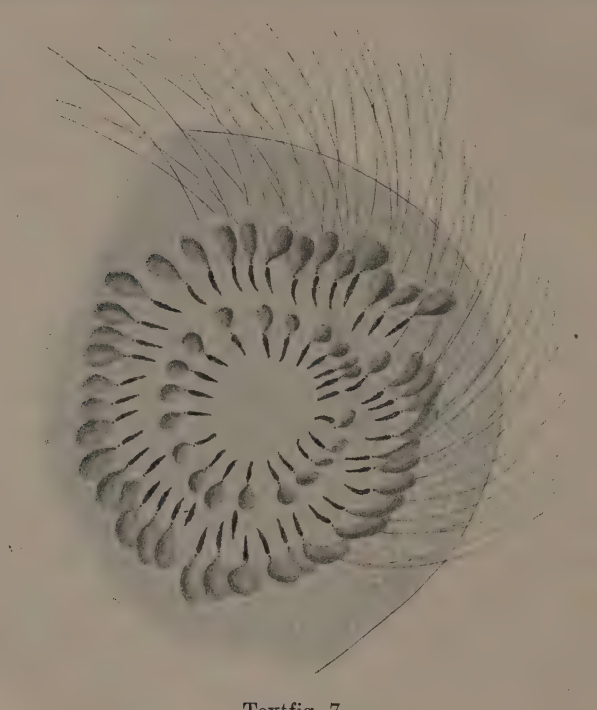
Eine andre Deutung der geschilderten Gebilde in der Pellicula scheint mir wenigstens diskutabel zu sein: daß es sich nämlich um winzige, aus verschieden gestalteten Poren der Pellicula herausschwitzende Secret- bzw. Excrettröpfchen handelt. Ich darf in diesem Zusammenhang nicht verschweigen, daß die stäbchen- wie knöpfchenartigen Bildungen besonders deutlich nach Konservierung mit Osmiumsäuregemischen zum Vorschein treten. In fast übereinstimmender Weise ist die Struktur der Pellicula nach Frenzel bei *Leidyonella cordobensis* Frenz. entwickelt. Die Stäbchen liegen hier »innerhalb der Substanz der Cuticula« und werden, obschon sie »fast wie Bacillen aussehen« als integrierende Bestandteile der Cuticula aufgefaßt (31, S. 308). Damit schließe ich die Schilderung der Körperbedeckung ab.

Von dem eigentlichen Körperplasma ist schwer etwas zu sagen, so überaus dicht sind die Tiere mit Holzfragmenten aller Art, kleineren und größeren gefüllt. Auf Präparaten, die in üblicher Weise mit Canadabalsam hergestellt sind, zeigen die Holzpartikelchen außerordentlich starke Lichtbrechung, welcher Umstand die Analyse sämtlicher Organellen des Tieres nicht unbeträchtlich erschwert. Immerhin dürfte in dem überwiegenden, die zwei hinteren Drittel umfassenden Körperabschnitt dichtkörniges Plasma vorliegen, während die vordere Körperpartie durchsichtiges, hyalines Plasma führt. In seltenen Fällen kommen im körnigen Plasma sphärische Ansammlungen von mikrokokken-

[1] Ich meine hier Fälle, wo die Größe des Körpers allein nicht ausschlaggebend ist.

artigen Parasiten vor. Ausnahmsweise zieht sich das Plasma unter der Einwirkung von Reagentien von der Pellicula zurück.

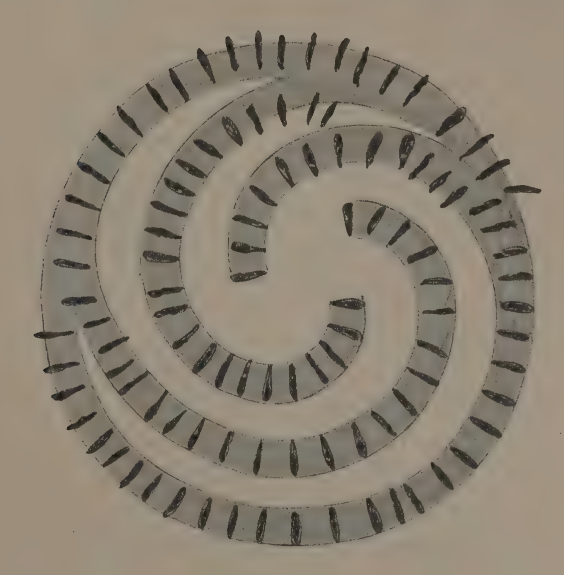
Die Kerne sind im großen und ganzen kranzartig in 2—3, ausnahmsweise 4 Etagen am Scheitel des Tieres angebracht, jeder Kern in distaler Richtung von einem deutlichen Parabasalapparat begleitet (Taf. XV, Fig. 25, Textfig. 7). Die Zahl der Kerne ist wechselnd, durchschnittlich mag sie etwa 100 betragen. Über die eigentliche Art der Verteilung der



Textfig. 7.
Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp. Forma minor. Aufsicht auf den Scheitel. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 800.

Kerne am vorderen Körperpol sich ein genaues Bild zu machen, ist keineswegs leicht; die beim ersten Betrachten der Tiere zunächst sich bietende Möglichkeit, die Kerne folgten konzentrischen Kreisen, entspricht eben der Wirklichkeit nicht. Desgleichen liegt nicht etwa eine einfache Spirallinie vor. Der tatsächliche Sachverhalt ist viel komplizierter und läßt sich in seinem Schlußresultat so ausdrücken, daß zwischen den einzelnen Etagen an bestimmten Stellen Verbindungen, durch Kerne vermittelte Übergänge existieren. Indem ich bei einer Anzahl von Exemplaren die selten anzutreffende Scheitelansicht studiert habe, komme ich zu der

Überzeugung, daß in der gekennzeichneten Anordnung der Kerne morphologisch sich folgende Gesetzmäßigkeit mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit feststellen läßt. Die Kerne sind in etwa drei selbständigen Spirallinien angeordnet, welche in der aus der Textfig. 8 ersichtlichen Weise gegen den Scheitel convergieren, distal hingegen sich miteinander direkt berühren. Jeder beliebige vom Scheitel ausgehende Radius schneidet drei der genannten Spiraltouren, was dem tatsächlichen, in seitlicher Ansicht sich bietenden Bild entspricht und wodurch jeweilen in dieser — im Präparat fast ausschließlich vorliegenden — Ansicht der Eindruck von drei konzentrischen Kränzen erweckt wird. Mit



Textfig. 8.

Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp. Ideale Darstellung der Kerneverteilung am Scheitel. Die Kerne jeder Reihe sind durch ein fiktives Band zusammengehalten.

direkter Beobachtung in der Scheitelansicht stimmt es überein, daß das, was bei seitlicher Betrachtung als eine einheitliche Etage erscheint, je nach den verschiedenen Radien aus heterogenen Spiraltouren sich zusammensetzt, was aus der Textfig. 8 ohne weiteres zu entnehmen ist. Selbstverständlich wird das hier gegebene Schema nicht für jeden einzelnen Fall passen, Verschiebungen und Verzerrungen können das Bild noch weiter komplizieren, in andern Fällen hingegen etwa einzelne Abschnitte nicht zur Entwicklung kommen; ich glaube aber den allgemeinen Grundplan im Bau des Scheitelendes erkannt zu haben. Die

Fig. 7 stellt einen relativ einfachen, aus zwei ineinandergreifenden Spirallinien von Kerngruppen zusammengesetzten Fall dar.

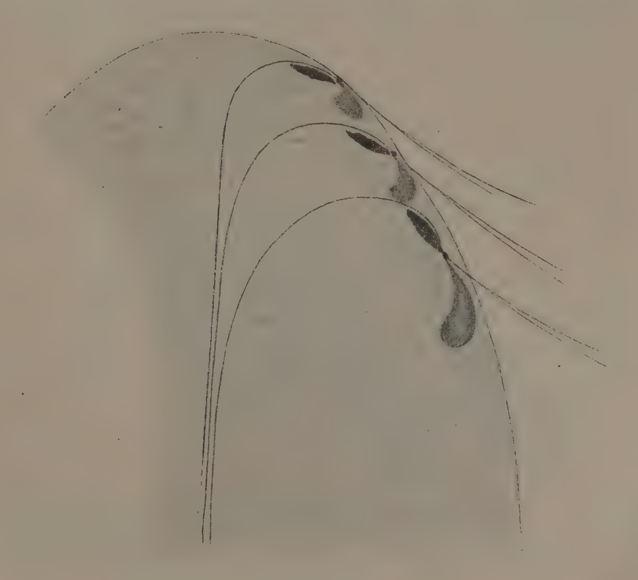
Die Lage der Kerne wird durch diejenige der Blepharoblaste, welche in der äußersten Plasmaschicht verankert sind, ohne Zweifel mitbestimmt. Die stets in der Richtung der Radien des Querdurchschnitts in die Länge gezogenen Kerne liegen mit dem einen Pol den Blepharoblasten mehr oder weniger direkt an. Dieser Punkt dürfte denn auch eine Art festes Scharnier bilden, um welches der längliche Kern passiv, infolge der Gestaltsänderung des vorderen Körperteils, sowohl namentlich distal-proximal, wie aber auch seitlich nicht unerhebliche Bewegungen ausführen kann. Wenn so die Kerne gewisse Lagebeziehungen zu den Blepharoblasten zeigen, so läßt sich eine viel festere Beziehung zwischen diesen letzteren und andern Organellen wahrnehmen, indem hier direkte Verbindung vorliegt; diese Organellen sind: 1. ein stark entwickelter, blatt- bis zungenförmiger Parabasalapparat in oberflächlicher Lage, 2. ein feiner gegen die Körpermitte strebender Achsenfaden und schließlich 3. nach außen von der Körperbegrenzung, eine Gruppe von vier langen und zarten Flagellen. Die Textfig. 9 mag die gegenseitige Lage dieser sämtlichen Organellen in einem optischen Schnitt veranschaulichen.

Zur Besprechung der einzelnen Organellen übergehend, fange ich mit dem Kern an. Die Kerne sind, wie schon gesagt, von langgestreckter spindelförmiger Gestalt. Sie erscheinen ungefähr gleich groß in sämtlichen Etagen des Tieres, wohingegen der Parabasalapparat sich etwas anders verhält (s. d.). Eine deutliche Kernmembran ist stets vorhanden. Die innere Kernstruktur wird durch starken Chromatinreichtum durchaus verdeckt; die chromatischen Substanzen sind außerordentlich dicht im Kern angehäuft und nehmen sehr intensiv die Farbstoffe auf (Fig. 27 *a* u. *c*). Selten füllen die engverschlungenen chromatischen Strukturen den ganzen Kernraum aus. Die Regel ist, daß peripherisch an der Kernmembran ein transparenter Raum übrig bleibt. Der Kernbau zeigt somit in großen Zügen gewisse Ähnlichkeit mit demjenigen von *Devescovina*, und es gilt hier auch das für diese Gattung Gesagte, nämlich, daß die eigentümlichen Kernbilder zum Teil auf Schrumpfung des Kerninhalts zurückzuführen sind. Immerhin verweise ich auf die Ähnlichkeit, die mit Kernstrukturen von *Hexamitus fissus* Klebs nach Alexeieff besteht (3, S. 517, Fig. 13). Ein Binnenkörper läßt sich in dem stark färbaren Kern in der Regel überhaupt nicht unterscheiden, selten hebt sich seitlich ein kleines nucleolusartiges Gebilde ab. In vereinzelten Fällen kann man ein winziges Körnchen an dem äußer-

sten, vom Blepharoblasten abgekehrten Pol in der Nähe der Kernmembran beobachten.

Sicher dürften die Kerne nicht einfach im Körperplasma eingebettet liegen, vielmehr werden sie von Membranellen, die sich etwa mit der Suspensoriallamelle von *Devescovina* vergleichen lassen, gestützt. Doch sind diese Einzelheiten in dem dichten Gedränge der Kerne schwer zu eruieren, auch die benachbarten, außerordentlich stark lichtbrechenden Holzpartikelchen beeinträchtigen bedeutend die Untersuchung dieser Fragen.

Mit einem jeden Blepharoblasten steht ein stark entwickelter blatt-



Textfig. 9.
Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp. Optischer Schnitt. Halbschematisch. Vergr. 2000.

oder zungenförmiger Parabasalapparat in direkter Verbindung. Ist der Kern vom Blepharoblasten aus apicalwärts gerichtet, so schließt sich der Parabasalapparat in derselben Richtung im entgegengesetzten Sinne distalwärts an, und nimmt zum Teil durch seinen Ansatzpunkt bedingte, durchaus oberflächliche Lage im Körper des Flagellats ein (vgl. Textfig. 9). Das färberische Verhalten des Parabasalapparats, das diesen neben dem Kern zum augenfälligsten Bestandteil von *Stephanonympha* stempelt, ist das gleiche, wie bei *Devescovina* und *Parajoenia*. Mit Hermannscher Lösung wird der Parabasalkörper mehr oder weniger stark gebräunt, mit Eisenhämatoxylin läßt er sich tief schwärzen, bleibt aber bei weit-

fortgeschrittener Differenzierung nicht sichtbar; in diesem Fall kann der Parabasalkörper mit Eosin nachträglich, wenn auch nicht sehr deutlich kenntlich gemacht werden (Taf. XV, Fig. 28). Bei geeigneter Differenzierung, die in einer großen Anzahl von Flagellaten der Zufall da und dort besorgt, kann man durch die ganze Länge des Parabasalkörpers einen deutlichen feinen Parabasalfaden ziehen sehen (Taf. XV, Fig. 27 *c*). Während die Kerne der verschiedenen Etagen untereinander, wie oben gesagt, gleich sind, erscheinen die Parabasalkörper der distalen Reihe stets viel stärker als die übrigen entwickelt; sie nehmen hier auch oft eine im Bogen geschwungene Schlauch-, bzw. Keulenform an. Obschon meine Beobachtungen bezüglich des Parabasalapparats sowie der Anordnung der Kerne



Textfig. 10.

Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp. Zwei Gruppen von Kernen mit Parabasalapparat; aus zwei verschiedenen Individuen. Halbschematisch.

sämtlich an konservierten Präparaten ausgeführt sind, so kann ich doch mit Bestimmtheit sagen, daß die typische in Textfig. 9 reproduzierte gegenseitige Lagerung von Kern und Parabasalapparat im Leben keineswegs stets unveränderlich bewahrt bleibt, was rücksichtlich der Kerne übrigens schon oben gestreift wurde. Den Parabasalkörpern kommt im Zusammenhang mit den wechselnden Gestaltsänderungen des Vorderkörpers des Flagellats weitgehende Flexibilität zu. Wenn die Kerne bei Formveränderungen des Tieres durch das umgebende Körperplasma in ihrer Lage so beeinflußt werden, daß sie distalwärts in Bezug auf den Blepharoblasten umgeschlagen erscheinen, dann sieht man die Parabasalkörper, offenbar durch den entstandenen Druck dazu veranlaßt, unter Vermittlung von mehr oder weniger langen Fäden den

Blepharoblasten zustreben (Textfig. 10); sicher gibt der Parabasalfaden die Grundlage für diese Bildung ab.

Von einem jeden Blepharoblasten zieht in einem Bogen medianwärts ein namentlich mit Eisen-Hämatoxylin deutlich nachweisbarer Achsenfaden; die Gesamtheit derselben tritt in der Längsachse des Tieres zu einem stattlichen Achsenfadenbündel zusammen. Die einzelnen Fäden liegen in demselben meistens locker beisammen, nicht selten verlaufen sie unter schwacher Torsion. Über die hintere Körperbegrenzung ragt das Bündel nicht hinaus.

Die etwa körperlangen, außerordentlich feinen Flagellen sind in der Vierzahl an einem jeden Blepharoblasten angebracht; bei oberflächlicher Betrachtung scheint jeweilen eine einzige Geißel vorzuliegen. Die streng etagenmäßige Anordnung der Blepharoblasten findet in dem Gesamtbestand der Geißeln keinen entsprechenden Ausdruck.

Andre Differenzierungen der Flagellatenzelle als die eben genannten, jeweilen mit einem Kern in Beziehung stehenden, sind bei der vorliegenden Gattung nicht vorhanden (vgl. hierzu w. u. die »Akaryomastigonten« von *Calonympha*).

Über die Art der Nahrungsaufnahme konnte ich am Leben keine besonderen Untersuchungen anstellen; doch dürfte es feststehen, daß die gesamte Körperoberfläche, mit Ausnahme des vorderen geißeltragenden Körperpols, sich an diesem Prozeß beteiligt. Ich möchte freilich nicht unterlassen zu erwähnen, daß die fein skulpturierte Pellicula stets den Eindruck eines durchaus unversehrten, die ganze Körperoberfläche gleichmäßig umspannenden Häutchens hervorruft, und daß es wirklich schwer fällt, mit diesem Umstand die massenhafte Ansammlung plumper und kantiger Holzfragmente im Körperinnern zu vereinigen. Doch ist bestimmt kein andrer Weg der Nahrungsaufnahme als unter offensichtlicher Verletzung der Pellicula vorhanden; es muß dem Tiere das Vermögen zugesprochen werden, die so entstandenen Risse in der Pellicula momentan zur Verheilung zu bringen.

Die Kernteilung verläuft simultan in allen Kernen, so daß man in einem Tier stets nur ein Teilungsstadium antrifft (Taf. XV, Fig. 28). Mit zu den ersten Anzeichen der Teilung gehört der Umstand, daß die Kerne ihre in Etagen festgefügte Lage aufgeben und ohne jede Regelmäßigkeit durch das ganze Plasma zerstreut, jedoch stets nur in rein oberflächlicher Verteilung, zu liegen kommen. Das Körperplasma zeigt in Tieren, wo die Kernteilung sich abspielt, keinerlei Abweichungen vom gewöhnlichen Zustand; es kann über und über mit Holzpartikeln allerlei Größe gefüllt sein. Während der Blepharoblast, die Geißeln

sowie der Parabasalapparat den sich zur Teilung anschickenden Kern stets begleiten, gehen die Beziehungen zum Achsenfaden mit Aufgabe der normalen Lage des Kernes verloren. Die apicalen Teile der Achsenfäden unterliegen anscheinend einer Resorption, während im übrigen der alte kompakte Achsenfadenbündel während der Kernteilung eine Zeit lang persistiert (Taf. XV, Fig. 28).

Die Kerne nehmen zunächst runde Gestalt an — vielleicht ein nicht uninteressanter Hinweis darauf, daß die normale Kerngestalt durch sekundäre Momente statischer und sonstiger Natur bedingt wird (Taf. XV, Fig. 29 rechts). Frühzeitig schon liegt einem jeden Kern die stabförmige extranucleäre Spindel an; an den Polen läßt sich mit Eisen-Hämatoxylin je ein deutliches Körperchen nachweisen. Wenn man die zur Teilung sich anschickenden Kerne in Profilansicht des Tieres zu sehen bekommt, so gewahrt man Flagellen, welche aus den polar an der Spindel angebrachten Körperchen entspringen (Taf. XV, Fig. 28). Aus dieser Beobachtung ließe sich der Schluß ziehen, daß das zuletzt genannte Körperchen, das seiner Lage nach als Centriol anzusprechen wäre, das Produkt der Zerteilung des Blepharoblasten ist, und daß die Spindel als Desmose des Blepharoblasten gebildet wird, in welchem Fall volle Übereinstimmung mit den Angaben DOBELLS für Trichomonaden vorliegen würde. Doch glaube ich darauf hinweisen zu müssen, daß möglicherweise nur die Kleinheit der Verhältnisse es nicht erlaubt, zwischen einem Centriol und einem Blepharoblasten zu unterscheiden, und daß die Teilung dieses letzteren unabhängig von der Spindelbildung verläuft aber doch derart, daß die Teilprodukte den mit winzigen Centriolen versehenen Spindelpolen dicht anliegen. Praktisch läßt sich, wie gesagt, dieser Nachweis bei *Stephanonympha* nicht durchführen und so werde ich fortan von Blepharoblasten an den Spindelpolen reden.

Die Spindel übertrifft anfänglich den Durchmesser des Kernes, später streckt sich dieser letztere derart, daß seine Pole mit den Spindelpolen annähernd zusammenfallen, wodurch der Kern eine eigentümliche hutförmige Gestalt annimmt. Die außerordentlich deutlich sichtbare Kernmembran bleibt während des ganzen Teilungsprozesses erhalten. Unter Wachstum der Spindel schreitet die Streckung des Kernes in der Richtung derselben weiter, es erfolgt eine biskuitförmige äquatoriale Eindellung der Kernmembran, die schließlich zur völligen Durchschnürung führt. Das Verhalten der chromatischen Substanz verrät wenig Eigentümliches. Es liegen kornartige Chromosomen vor, die aber infolge der dichten Aneinanderlagerung die Einzelheiten nicht

hervortreten lassen; oft sind die Chromosomen infolge der starken Färbung überhaupt nicht zu unterscheiden.

Der Parabasalapparat wird in der Weise geteilt, daß im Zusammenhang mit dem einen Spindelpol der Parabasalkörper unverändert erhalten bleibt, während am andern Pol ein neuer winziger Parabasalkörper gebildet wird, wie das die Fig. 29, Taf. XV, in aufeinanderfolgenden Stadien illustriert. Ob die Grundlage für diese Neubildung von einem mitübernommenen Partikelchen des alten Parabasale herstammt, ist in dem mit stark lichtbrechenden Fremdgebilden erfüllten Plasma schwer zu entscheiden.

Auch über die Verteilung der Geißeln auf die Tochterblepharoblasten ist schwer absolute Gewißheit zu erlangen; aller Wahrscheinlichkeit nach werden je zwei alte Geißeln den Spindelpolen zugeteilt, während je zwei neue nachträglich hervorsprossen.

Die Kernteilung wird bei *Stephanonympha* relativ sehr selten angetroffen und es fehlen mir Stadien, welche beweisen würden, daß die Achsenfäden nichts andres als persistierende, enorm in die Länge gewachsene Spindeln sind. Doch dürfte nach dem, was ich für die verwandte Gattung *Calonympha* weiter unten mitzuteilen habe, kein Zweifel bestehen, daß dieser und kein andrer Sachverhalt vorliegt. Die Durchschnürung des Körpers in zwei Tochtertiere konnte ich nicht antreffen.

Eine andre Art der Kernvermehrung als die geschilderte Zweiteilung wird nicht beobachtet. Ohne Zweifel dürfte eine rein multiplicative Vermehrung der Kerne innerhalb eines Individuums von einer zur Körperteilung führenden Kernvermehrung unterschieden werden. Doch sind mir Einzelheiten darüber nicht bekannt.

Cystenbildung fehlt bei *Stephanonympha*.

b. Forma major.

Wie die obige Benennung es besagt, unterscheidet sich die jetzt zu besprechende Form von der vorhin genannten durch ihre bedeutendere Körpergröße. Exemplare von 0,136 mm im längeren Durchmesser bilden die Regel, größere kommen hier und da vor. Niemals fehlen diese großen Flagellaten neben der Forma minor ganz; sie sind aber durchwegs viel seltener.

Die Körpergestalt ist oval. Der bei der Forma minor oft sehr deutlich ausgeprägten birnförmigen Gestalt begegnet man hier selten oder kaum. Der zarten Pellicula dürfte bei beiden Formen der gleiche Resistenzgrad zukommen. Da aber die Gesamtmasse des Plasmas mit seinen reichhaltigen Einschlüssen bei der Forma major viel beträcht-

licher ist, so kommen bei diesem Flagellat im Gegensatz zur Forma minor im Ausstrichpräparat gelegentlich Deformationen vor; da und dort gewahrt man etwa ein unregelmäßig sackartig gestaltetes Tier, was namentlich für besonders große Exemplare zutrifft.

Daß die feinere Struktur der Pellicula einen auffallenden Unterschied gegenüber der Forma minor zeigt, ist schon früher erwähnt worden. Vom homogenen Grund der Pellicula heben sich in gewissen Abständen rundliche bis ovale winzige Knöpfchen ab, welche die Farbe etwas intensiver festhalten (Taf. XIV, Fig. 23*b*); auch hier kann man sich bei Profileinstellung überzeugen, daß die Knöpfchen über die Fläche der Pellicula hinausragen (Fig. 23*a*). Manchmal liegen zwei Knöpfchen dicht beisammen, so daß der Eindruck einer Teilung erweckt wird. Am vorderen flagellentragenden Pol fehlen die Differenzierungen der Pellicula. Mit absoluter Sicherheit kann man, wie schon erwähnt, die beiden *Stephanonympha*-Formen lediglich auf Grund der Pellicularstruktur voneinander unterscheiden.

Das vordere flagellentragende Körperende weist nicht die typische Verteilung von Organellen auf, welche die Forma minor auszeichnet und welche die Wahl des Gattungsnamens bedingt hatte. Kerne, Blepharoblasten, Parabasalkörper sind für gewöhnlich in dichter Anhäufung unregelmäßig am vorderen Körperpol verteilt (Taf. XV, Fig. 26); in andern Fällen läßt sich eine gewisse regelmäßige Anordnung, welche etwa an diejenige der Schuppen im Tannenzapfen erinnert, nicht verkennen. Der charakteristische etagenmäßige Aufbau der Kernreihen von Forma minor fehlt aber hier stets.

Die Zahl der Kerne und der im Zusammenhang mit denselben stehenden Organellen variiert stark; Zahlen um 150 herum sind keine Seltenheit. Die Kerne sind von spindelförmiger Gestalt, bald mehr gestreckt, bald gedrungen, immer mit deutlicher Kernmembran ausgestattet. Im allgemeinen sind dieselben größer und weniger stark in der Richtung des längeren Durchmessers gestreckt, als das bei der Forma minor der Fall ist. Was die Kerne der Forma major in den meisten Fällen schon auf den ersten Blick von denjenigen der Forma minor unterscheiden läßt, ist der Umstand, daß die überwiegende oder sogar anscheinend die gesamte Chromatinmenge des Kernes in einem großen deutlichen Binnenkörper konzentriert erscheint; der Außenkern führt in der Regel nur spärliche, manchmal wie gesagt, überhaupt keine ohne weiteres sichtbare Chromatinbrocken[1] (Taf. XV, Fig. 26 und 27*b*). Nach

[1] Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß die Fig. 26 bei schwächerer Vergrößerung entworfen ist, als die Fig. 25.

Größe und Bau der Kerne lassen sich die beiden *Stephanonympha*-Formen, wenn man auch von den übrigen Differenzmerkmalen absieht, fast stets mit absoluter Sicherheit voneinander unterscheiden. Trotzdem dürften die Unterschiede nicht die wesentlichen Züge im Bau der Kerne betreffen, sondern sich lediglich auf mehr sekundäre Beeinflußung der Kernkonstitution beziehen. Praktisch läßt sich der Unterschied dahin kurz präzisieren, daß F. major mehr lockere, F. minor hingegen dichtere Konstitution der Kerne aufweist; vielleicht darum erscheinen die Kerne im letzteren Fall relativ chromatinreicher.

Ein kleiner Blepharoblast liegt jeweilen in der Nähe des einen Kernpols. Von einem jeden Blepharoblasten zieht ein Achsenfaden gegen die Medianlinie des Körpers, woselbst sämtliche Achsenfäden sich zu einem starken Achsenfadenbündel, das bis an das hintere Körperende reicht, vereinigen. Gleichfalls in Verbindung mit den Blepharoblasten wird ein Parabasalapparat beobachtet, welcher ähnliche Ausbildung zeigt, wie bei der vorher besprochenen Form. Einem jeden Kern somit entspricht ein Parabasalapparat. Von den Blepharoblasten aus entspringen die überaus langen Geißeln. Es hat den Anschein, als wenn jeweilen nur eine Geißel aus einem Blepharoblasten ihren Ursprung nähme; sicher dürften aber auch hier, wie bei der Forma minor kleine Gruppen von Flagellen vorliegen.

Wie bei der Forma minor, so findet man auch bei der vorliegenden Form das Körperinnere vollständig mit Holzfragmenten als Nahrungsbestandteilen ausgefüllt.

Einige von mir beobachtete Stadien der Kernteilung fügen sich in das oben für die Forma minor entworfene Bild ein.

In wenigen Fällen, wo die Tiere extreme Größe erreichen und im Zusammenhang damit unregelmäßige Gestalt aufweisen, scheint die Möglichkeit einer Disgregation der Flagellaten in kleinere etwa einkernige Elemente sehr nahe zu liegen. Doch ist dieser Vorgang, der für die Feststellung des Entwicklungscyclus von *Stephanonympha* von Bedeutung wäre, von mir niemals trotz besonderer daraufhin gerichteter Aufmerksamkeit beobachtet worden.

In bezug auf die Bewertung der beiden von mir beschriebenen Formen von *Stephanonympha silvestrii* kann heute noch nicht das letzte Wort ausgesprochen werden. Wären die beiden Formen in ihrem Vorkommen auf zwei verschiedene Wirte verteilt, so würde ich nicht daran zweifeln, sie als zwei Species zu unterscheiden. Daß sie aber stets in

ein und demselben Darm nebeneinander gefunden werden, hält mich von einer solchen Auffassung ab. Übergänge zwischen den beiden Formen sind nicht vorhanden; wo etwa in einigen Fällen der Kernbestand die Unterschiede nicht genügend deutlich markiert, da sind solche schon in der abweichenden Struktur der Pellicula gegeben.

Die nächstliegende Deutung in Anbetracht einer Differenzierung nach zwei Richtungen hin ist diejenige der sexuellen Spezialisierung; die beiden Flagellatenformen hätten zweierlei Gameten zu erzeugen. Ich habe meine reichhaltige Präparatensammlung von diesem Gesichtspunkt aus besonders eingehend untersucht, ohne irgendwelche Anhaltspunkte für die sexuelle Differenzierung zu finden. Ein Zerfall der vielkernigen Flagellaten in einkernige Elemente ist weder bei der Forma minor noch bei der Forma major beobachtet worden, und unter den kleinen einzelligen Flagellaten, welche einen Bestandteil der überaus reichen und bunt zusammengesetzten Protozoenfauna des Termitendarmes ausmachen (s. w. u.), läßt sich keine einzige auf Grund eben ihres Kernbaues mit Sicherheit auf etwaige Disgregation der vielkernigen *Stephanonympha* zurückführen.

Demnach muß bis auf weiteres die provisorische voraussetzungslose Unterscheidung der beiden Formen beibehalten werden.

Diagnose der Gattung *Stephanonympha* Janicki:

Große Flagellaten, deren Scheitel von körperlangen Geißeln dicht bedeckt ist. Die Kerne sind in großer Anzahl am Scheitel, sei es in Spirallinien bzw. mehr oder weniger konzentrisch, sei es ohne besondre Anordnung, eingebettet; jedem Kern entspricht ein Blepharoblast mit einer Geißelgruppe, mit Achsenfaden und Parabasalapparat. Die Gesamtheit der Achsenfäden tritt zu einem Achsenfadenbündel zusammen.

Typ.-Art: *St. silvestrii* Janicki; im Enddarm von *Calotermes castaneus* Burm. (Honolulu).

4. Oxymonas granulosa n. g. n. sp.

Diese Form, welche in relativ geringer Anzahl im Enddarm hawaischer Termiten vorkommt, variiert wenig in der Größe und mißt durchschnittlich in der längeren Achse 0,023 mm. Ihre Gestalt ist regelmäßig oval, das vordere Körperende wird oft in einen spitzen, langen, rüsselartigen Fortsatz ausgezogen (Taf. XVII, Fig. 47, 48, 49). Die Pellicula ist sehr zart und entbehrt besonderer Strukturen. Das Plasma erscheint infolge seiner besonderen Einschlüsse auffallend ver-

schieden von demjenigen etwa von *Devescovina*; es enthält in bald mehr, bald weniger gleichmäßiger Verteilung große, fettartig erscheinende Kugeln, welche durch Osmiumsäure-Gemische stark gebräunt werden und wohl dazu beitragen, daß das gesamte Körperplasma im Gegensatz zu demjenigen von *Devescovina* keinen eosinophilen Charakter hat. Nicht unähnliche rundliche Inhaltsgebilde finden sich gelegentlich auch bei *Devescovina*, so namentlich in den Teilungszuständen, ferner auch bei der Gattung *Foaina*, in welch letzterem Fall dieselben aber nicht so gleichartig geformt sind wie bei *Oxymonas* und eine andre Natur zu verraten scheinen. Allein im großen und ganzen, als regelmäßiger Bestandteil des Plasmas, sind die genannten Kugeln für *Oxymonas* speziell charakteristisch.

Über die Natur dieser Einschlüsse war ich längere Zeit im unklaren und neigte dazu, dieselben als Fettgebilde anzusprechen. Indessen führt *Oxymonas*, wenn nicht regelmäßig, so doch sehr oft, Holzpartikelchen in seinem Leibe, gelegentlich in beträchtlicher Menge, mitunter sogar werden Holzfragmente angetroffen, die mehr als $^1/_3$ des Tieres ausmachen, Verhältnisse, welche nebenbei gesagt das Studium der Anatomie erschweren. Nun konnte ich die Beobachtung machen, daß die Holzpartikelchen im *Oxymonas*-Körper sich färberisch ähnlich verhalten, wie die eben genannten Granulationen, und daß ferner unregelmäßig gestaltete, größere Holzteilchen, allmählich offenbar rundliche Gestalt bekommen und in die Granula übergehen. Meiner Meinung nach besitzt somit das Plasma von *Oxymonas* die Fähigkeit, Holz in einer besonderen Art und Weise zu bearbeiten, und als Produkt dieser Bearbeitung lagern sich im Flagellatenkörper die meist bräunlich erscheinenden großen Granula ab. Oftmals findet man die Mitte der Tiere von unregelmäßig gestalteten Holzteilchen besetzt; vorn hingegen in der Umgebung des Kernes, zum Teil auch hinten liegen nur die typischen Granula, eine Anordnung, welche bis zu einem gewissen Grade für die vorgebrachte Deutung spricht. Ich glaube, daß *Oxymonas* bei gleicher Nahrungsquelle wie die übrigen Flagellaten der Termiten ihre Nahrung in spezifischer Weise zu verarbeiten imstande ist.

Ausnahmsweise habe ich diese Flagellaten mit großen Bakterien vollgefüllt beobachtet, ein ähnliches Bild, wie Alexeieff es für *Monas vulgaris* darstellt (1, Fig. 1*d*, S. 99).

Der große, regelmäßig ovale, nahe am Vorderende angebrachte Kern ist so charakteristisch gebaut, daß man an ihm allein unter der großen Anzahl übriger Flagellaten des Termitendarmes die in Rede stehende Gattung erkennt (Taf. XVII. Fig. 47 u. f.). Die Kernmembran ist sehr

deutlich, das Chromatin in Form feiner gleichartiger Körnchen im Kernraum verteilt; doch bleibt eine innere, etwa oval umschriebene Zone chromatinfrei und erscheint vollkommen transparent. Diese, nicht immer genau central befindliche Zone beherbergt nun mit großer Konstanz zwei Bestandteile, die ohne weiteres in die Augen fallen: einen größeren, regelmäßig runden, ausgesprochen eosinophilen, im übrigen wenig tingierbaren, durchaus homogen erscheinenden Binnenkörper, sowie ein daneben liegendes, typisch chromatisches kleines Gebilde von länglicher Gestalt, das ich mit dem Namen Entosom belegen will (Taf. XVII, Fig. 47). Delafields Hämatoxylin färbt außerordentlich intensiv das Entosom, der Binnenkörper nimmt hingegen diese Farbe nur mäßig an, färbt sich aber, wie gesagt, stark mit Eosin. Nur bei sehr starker Eisen-Hämatoxylinfärbung verschwinden die Unterschiede in der Färbbarkeit der beiden Komponenten des Kernes, sonst treten dieselben außerordentlich deutich zutage. Diese Konstitution des Kernes ist für seinen Ruhezustand charakteristisch. Ohne daß irgendwelche andre deutliche Anzeichen einer beginnenden Kernteilung vorlägen, lassen sich verschiedene Veränderungen an den beiden Inhaltsgebilden des Kernes wahrnehmen. Das Entosom kann sich teilen unter Bildung einer undeutlichen Desmose; die Teilprodukte können abermals eine Teilung erleiden, so daß eine Tetrade zum Vorschein kommt (Taf. XVII, Fig. 51*c*, *b*). Gelegentlich bleibt das Entosom einheitlich, der Binnenkörper aber wird geteilt und polar in bezug auf das erstere angeordnet (Taf. XVII, Fig. 48). Daran schließen sich weitere, in Fig. 51 abgebildete Modifikationen an, welche wohl alle als Vorstadien zur Kernteilung aufzufassen wären. Eine gewisse Ähnlichkeit im Bau des Kernes besteht beim Vergleich mit *Chilomonas paramaecium* nach Alexeieff, namentlich im Cystenzustand (3, Fig. 14, 1, S. 519), wo neben dem Caryosom ein kleines stark färbbares Entosom dargestellt wird; allerdings ist hier das Caryosom (das dem Binnenkörper bei *Oxymonas* entsprechen würde) Träger von Chromatinkörnern, was für *Oxymonas* nicht zutrifft.

Durch die ganze Länge des Flagellaten zieht geradlinig ein feiner Achsenstab hindurch. Er ist überall von gleichem Querschnitt, somit im Gegensatz etwa zu *Devescovina* einfach stabförmig; hinten ragt er da und dort über den Körper hinaus, vorn beschreibt er einen schwachen Bogen, um den Kern, dem er dicht anliegt, zu umgehen, und setzt sich in der Regel, doch wie es scheint nicht immer bis an die äußere Peripherie des Körpers fort. Irgendwelche deutliche Beziehungen des Achsenstabes zum Kern wie etwa bei *Lophomonas* sind nicht nachweisbar. Die Eigen-

tümlichkeit der Gattung, gelegentlich einen langen, spitzen, rüsselartigen Fortsatz am vorderen Körperende auszubilden, scheint mit der Beschaffenheit des Achsenstabes in Zusammenhang zu stehen: ich habe Fälle beobachtet, wo der Achsenstab sich anscheinend in den rüsselartigen Fortsatz auszieht und dessen Grundlage abgibt. Doch muß ich die Schwierigkeit der diesbezüglichen Untersuchungen hervorheben, und ein derartiges »Sich-ausziehen« des Achsenstabes scheint mir in seinem Mechanismus nicht leicht vorstellbar. Ich begnüge mich vorläufig mit dem bloßen Hinweis auf diese Tatsache, die durch die Fig. 47—49, Taf. XVII, illustriert wird.

Leider bin ich über die Zahl und Beschaffenheit der Geißeln im Ungewissen geblieben. Die Schwierigkeit, dieselben hier zu beobachten, ist im Gegensatz zu den übrigen jeweilen im gleichen Präparat vorhandenen Flagellaten so groß, daß ich die Vermutung nicht unterdrücken kann, die vorliegende Gattung mache geißellose Zustände durch, und diese bezögen sich namentlich auf das Vorhandensein des — vielleicht vicariierend auftretenden — langen rüsselartigen Fortsatzes am vorderen Körperende. Immerhin habe ich Formen mit zwei Geißeln, die in zwei Basalkörperchen wurzeln, beobachtet; von den Basalkörpern scheinen zwei Rhizoblaste gegen den Kern bzw. gegen den Achsenstab hin zu ziehen. Die Basalkörperchen kann man auch am Grunde des rüsselartigen Fortsatzes feststellen (Taf. XVII, Fig. 49); ob die Geißeln in diesem Fall mit dem Rüssel etwa verschmelzen, bleibt fraglich. Im Zusammenhang mit dem Kern und mit dem Geißelapparat stehen Membranen, welche den Kern umfassen; sie scheinen an einem bestimmten Punkt des Achsenstabes zu inserieren. Oft kommt es unter Vermittlung derselben vor dem Kern zur Bildung eines abgeschlossenen, von transparenter Flüssigkeit erfüllten Raumes (Taf. XVII, Fig. 52), der namentlich während der Teilungsperiode regelmäßig beobachtet wird (Taf. XVIII, Fig. 56, 57, 60). Alle die geschilderten Verhältnisse bedürfen einer weiteren Nachprüfung und Ergänzung unter Berücksichtigung lebenden Materials, was mir nicht mehr möglich war.

Ein Parabasalapparat ist bei der vorliegenden Gattung nicht nachweisbar. Von der Erörterung der Frage, inwiefern etwa zwischen der Abwesenheit eines Parabasalapparats und dem besonderen, eben besprochenen Modus der Holzbearbeitung im Stoffwechsel dieses Flagellats eine Beziehung zu vermuten wäre, sehe ich hier ab und verweise im übrigen auf den weiter unten folgenden Abschnitt des allgemeinen Teiles, über den Parabasalapparat.

Sicher dürfte den hier vorliegenden eigenartigen Formen eine

besondere Lebensweise unter der großen Anzahl der übrigen Flagellaten im Termitendarm zukommen. So habe ich z. B. um ein Detritushäufchen neben ganz kleinen Flagellaten andrer Gattungen ausschließlich in großer Anzahl *Oxymonas* angesammelt beobachtet; ihre Vorderenden waren alle nach dem Klumpen organischer Substanz zu gerichtet. Meine anfängliche Vermutung, *Oxymonas* setze sich mit Hilfe ihres spitz ausgezogenen Vorderendes an die Darmwand fest, steche gewissermaßen diese letztere ein, hatte sich auf Schnitten durch den infizierten Enddarm nicht bestätigt. Hingegen finde ich auf Schnitten, die von Fräulein Dr. A. Foà von chilenischen Termiten angefertigt worden sind und welche mir vorgelegen haben, Formen, die im großen und ganzen der Gattung *Oxymnoas* ähnlich sehen — so im Bau des Kernes, Besitz des Achsenstabes usw. — und an der Darmwand mit Hilfe des spitzen, langen Vorderendes festhaften; gelegentlich sind die Tierchen zu ganzen Häufchen — mit den Vorderenden convergierend — vereinigt. Eine Verwechslung mit *Devescovina* ist ausgeschlossen. Niemals habe ich im Ausstrichpräparat die in Rede stehenden Formen angetroffen; sollten sie etwa ausschließlich an der Darmwand festgeheftet sitzen und beim Ausstrich des Darminhalts somit nicht auf das Präparat gelangen? Leider sind Einzelheiten über den Bau dieser Flagellaten chilenischer Termiten auf Schnitten nicht mehr kenntlich.

Über die Ernährung dieser Parasiten ist schon das meiste oben vorweggenommen worden. Es sei nur noch bemerkt, daß eine besondere Mundöffnung nicht beobachtet werden konnte. Es werden derart große Holzstückchen bewältigt, daß wohl jede Körperpartie, mit Ausnahme der nächsten Umgebung des Kernes zur Aufnahme geformter Nahrung gleich befähigt sein dürfte.

Die Kernteilung bei *Oxymonas* konnte ich nur recht unvollkommen studieren, weil diesbezügliche Vorgänge nur sehr selten angetroffen werden und die Bilder außerdem durch reichliche Holznahrung im Körperplasma verundeutlicht werden. Unentschieden bleibt vor allem eine mich besonders interessierende Frage, ob nämlich die Kernteilung unter Bildung einer inter- oder extranucleären Spindel sich abspielt, eine Frage, welche die Entwicklungsgeschichte des Achsenstabes der Tochtertiere anbetrifft. Abgesehen von den vorbereitenden, in ihrer Bedeutung für die Kernteilung leider nicht klaren Vorgängen am Binnenkörper und Entosom, dokumentiert sich die eigentliche Teilung in einer biskuitförmigen Streckung des Kernes, der seine Kernmembran stets bewahrt, in der Ansammlung des dichtkörnigen Chromatins in Form von zwei stark gewölbten Kappen und Auftreten einer voluminösen stabför-

migen Spindel (Taf. XVIII, Fig. 53); diese letztere liegt excentrisch in bezug auf die Chromatinkappen, hingegen, so viel es sich beurteilen läßt, innerhalb der Kernmembran. Vom Binnenkörper bzw. Entosom konnte ich auf diesem Stadium nichts beobachten; auf Grund von Ähnlichkeit im färberischen Verhalten habe ich vermutet, die Spindel wäre auf eine Desmose des Binnenkörpers zurückzuführen, dem stellt sich aber die Beobachtung der frühzeitigen Teilung des Binnenkörpers entgegen, und zwei verschiedene Modalitäten glaube ich vorerst nicht annehmen zu müssen. Ein weiteres Stadium ist in Fig. 54 abgebildet, auch hier gilt das über die Spindel Gesagte. Die Telophasen werden öfter beobachtet, und sind charakterisiert durch einseitige Anordnung des Chromatins im bläschenförmigen, aber doch meist etwas unregelmäßig gestalteten Kern (Taf. XVIII, Fig. 55, 56). Diese einseitige, und zwar stets polare Konzentration des Chromatins führe ich nicht auf Schrumpfung zurück. Die einzelnen Chromatinkörner, die aber kaum als echte Chromosomen aufzufassen wären, liegen jetzt lockerer und lassen deutlich, offenbar durch Lininfäden gestützt, eine reihenweise Anordnung erkennen, welche Reihen mitunter gegen einen Punkt zu konvergieren scheinen. Es erinnert ein solches Verhalten an die für Euglenen charakteristischen »chromospires« DANGEARDS, wie solche u. a. von ALEXEIEFF bei *Anisonema grande* beschrieben worden sind (8, S. 348, Fig. II*b*); auf eine ähnliche reihenweise Anordnung der Chromatinelemente hatte bei *Oxyrrhis marina* zuerst SCHAUDINN, später in eingehenderer Weise SENN aufmerksam gemacht (eine Konvergenz der Reihen fehlt allerdings in dem letztgenannten Fall). Die einander zugekehrten Teile der beiden Kerne erscheinen zunächst vollkommen transparent, in ihnen tritt sodann ein mit Eisen-Hämatoxylin stark färbbares Gebilde auf, das ich für das Binnenkorn halte (Taf. XVIII, Fig. 57). Auch bezüglich des Auftretens der transparenten Kernzone muß ich auf Übereinstimmung mit *Oxyrrhis* nach SENNS Untersuchungen hinweisen (77, Fig. 23, Taf. XXX); allerdings wird diese Bildung im Text nicht besonders erwähnt. Die Telophasen scheinen mir unverkennbar auf die Gegenwart einer extranucleären, etwa fadenförmigen Spindel hinzuweisen; in Fig. 55 habe ich extranucleäre, jeweilen in einem hellen Hof gelegene Centriolen, in deren Deutung ich mich kaum zu täuschen glaube, abgebildet und ähnliche Gebilde habe ich noch auf einem späteren Stadium (Fig. 56) wahrgenommen. Die zunächst einheitliche extranucleäre Spindel wird in zwei Stücke geteilt, welche tangential einem jeden Kern anliegen und zur Grundlage der Tochterachsenstäbe werden durften (Fig. 56). Der Rest des alten Achsenstabes ist da

und dort sichtbar. Typisch für diese Stadien ist die Abgrenzung einer transparenten Plasmaportion durch besonders gestaltete Membranen in unmittelbarer Nachbarschaft der Kerne, und zwar an der Stelle, wo die Centriolen liegen oder liegen sollten, welche Stelle das spätere Vorderende des Tochtertieres markiert; diese transparente Plasmaportion erhält sich später auch in ausgereiften Exemplaren, ist aber nicht mit der Deutlichkeit, wie während der Telophasen, nachweisbar. Schließlich nehmen die Kerne die normale Zusammensetzung an; auf welche Weise das Entosom entsteht, kann ich nicht berichten.

Nachdem die beiden Kerne mit den zugehörigen Membranellen und die beiden Achsenstäbe ausgebildet sind, nehmen diese Organellen die aus Fig. 60, Taf. XVIII, ersichtliche Anordnung an, die ich mehrmals beobachtet habe. Eine bloße Längsteilung des Körpers dürfte jetzt zur Bildung zweier Tochtertiere führen. Mehrkernige Formen habe ich als Regel nicht beobachtet, in einem einzigen Fall jedoch ein dreikerniges Flagellat; die drei Kerne lagen alle beisammen am vorderen Körperende. Über das Verhalten der Geißeln bei der Teilung kann ich nichts berichten.

So bedarf der Kernteilungsvorgang bei *Oxymonas* noch einer weiteren Klärung. Einstweilen reiht sich dieser Vorgang nicht restlos dem bei den übrigen Flagellaten beobachteten an und kann, infolge der zunächst sich widersprechenden Befunde in einzelnen Teilungsphasen, bei einer vergleichenden Betrachtung über die Kernteilung nicht verwertet werden. Unter allem Vorbehalt möchte ich die Frage aufwerfen, ob der Achsenstab von *Oxymonas* nicht mit der »benderella subassile contrattile« Grassis bzw. »Flagellum« Porters bei *Dinenympha* Leidy (bzw. *Pyrsonympha* Leidy) homolog wäre. Dieses Organell im Körper von *Dinenympha* scheint aber nach Grassi mit einem Achsenstab nicht vergleichbar zu sein (»L'omologia della benderella assile col bastoncello assile sembra dubbia« 37 S. 735).

Cystenbildung ist nicht beobachtet worden.

Von einer Gattungsdiagnose sehe ich in Anbetracht der nicht vollkommen sicheren Angaben bezüglich der Geißeln vorderhand ab.

Ich möchte nicht unterlassen, hier auf Beziehungen hinzuweisen, welche mir zwischen der eben beschriebenen Form und *Microrhopalodina enflata* Grassi aus dem Enddarm von *Calotermes flavicollis* (Italien) zu bestehen scheinen. Nach Grassi fixiert sich ein mit einem Kern und einem Blepharoblast ausgestatteter Flagellat unter Verlust der Geißeln mit dem Vorderende an der Darmwand; diese festsitzenden Formen

wachsen sehr beträchtlich in die Größe, nehmen flaschenförmige Gestalt an (»forma di fiasco«) und werden vielkernig bzw. auch mit vielen Achsenfaden und Blepharoblasten versehen. In dieser Vielkernigkeit von *Microrhopalodina* liegt gewiß ein Unterschied gegenüber *Oxymonas*, doch scheint mir dieser nicht sehr wesentlicher Natur zu sein. Im Plasma der festsitzenden *Microrhopalodina* beobachtete GRASSI besondere rundliche Körperchen (»corpuscoli speciali tondeggianti«), welche möglicherweise mit den vorhin besprochenen Inhaltsgebilden im Plasma von *Oxymonas* zu vergleichen wären. Holznahrung wird auch hier aufgenommen. Inwiefern die für die Granula von *Oxymonas* gegebene Erklärung auch für *Microrhopalodina* Geltung haben sollte, entzieht sich meiner Beobachtung. Schließlich bemerke ich, um die übereinstimmenden Züge hervorzuheben, daß nach GRASSI bei *Microrhopalodina* die Parabasalkörper entweder nur schwer oder überhaupt nicht nachweisbar sind. Meiner Ansicht nach würde hier ein Fall von physiologischer Analogie vorliegen, welche eine gewisse morphologische Übereinstimmung im Gefolge hat. Doch muß vor allem die Gattung *Oxymonas* besser studiert werden, bevor an den Ausbau des obigen provisorischen Vergleichs gedacht werden kann.

5. Foaina gracilis n. g. n. sp.

Die hierher gehörenden Flagellaten treten in zwei Formen auf, einer größeren und kleineren, die ich als Forma major bzw. minor unterscheiden werde; es scheint eine Parallelerscheinung zu den zwei Formen von *Stephanonympha* vorzuliegen. *Foaina* ist im allgemeinen eine sehr seltene Gattung im Darm hawaischer Termiten; gelegentlich tritt sie aber in größerer Anzahl auf, die Verteilung auf die beiden Formen ist eine ungleichmäßige. Die Gattung widme ich Frl. Dr. ANNA FOÀ, Assistentin am Istituto di Anatomia Comparata in Rom.

a) Forma major.

Dieser stark in die Länge entwickelte Flagellat erreicht den maximalen Durchmesser von 0,034 mm. Die Körpergestalt ist charakteristisch: vorn ist das Tierchen abgerundet, und zwar nicht streng symmetrisch, der übrige Körper ist ein wenig breiter als das Vorderende; konstant ist eine einseitige Einkerbung am Übergang vom Vorder- in den Mittelkörper, sie entspricht der Seite, wo der Blepharoblast gelegen ist (vgl. Taf. XVIII, Fig. 62). Das hintere Körperende ist niemals scharf zugespitzt, wie das bei den vorherrschenden Formen von *Devescovina* der Fall ist, der Achsenstab ragt in der Regel hinten heraus. Die Pellicula ist außer-

ordentlich zart, entbehrt jeglicher Skulpturen und man gewinnt den Eindruck, daß die Körpergestalt hier weniger durch die Pellicula als durch die Beschaffenheit des Plasmas selbst, das hier besonders dicht erscheint, bestimmt wird. Das Plasma führt fast stets rundliche Inhaltsgebilde von verschiedener Größe; dieselben bräunen sich tief mit Osmiumsäure und werden durch Eisen-Hämatoxylin stark gefärbt, nicht aber durch Delafields Hämatoxylin. Es scheinen mir das Einschlüsse andrer Art als bei *Oxymonas* zu sein; in der Regel lassen sich die spärlich vorkommenden *Foaina*-Exemplare unter massenhafter Ansammlung von *Devescovina* beim Durchsuchen auf den ersten Blick auf Grund ihrer Inhaltsgebilde im Plasma unterscheiden. Es sind sicher Stoffwechselprodukte, doch ist mir nicht möglich, etwas näheres darüber auszusagen. Gelegentlich treten kernartige Gebilde, die namentlich bei Färbung mit Delafields Hämatoxylin die Kernnatur zu verraten scheinen, im Plasma von *Foaina* auf; vielleicht handelt es sich um Kerne von als Nahrung aufgenommenen kleinen Flagellaten, eine Erscheinung, die ich bei andern Formen im Termitendarm beobachtet hatte. So interessant es auch wäre, die hier angedeuteten Verhältnisse weiter zu verfolgen, so ist es mir doch nicht möglich gewesen, zu einer sicher fundierten Auffassung zu gelangen. Namentlich war es mir nicht möglich, Beziehungen zwischen dem Kern von *Foaina* und den genannten kernähnlichen Gebilden im Plasma festzustellen.

Der Kern ist ausgezeichnet durch seine Ausdehnung in der Transversalachse des Flagellats, ferner durch den Besitz eines großen, wenig färbbaren, von einer Vacuole umschlossenen, runden Binnenkörpers, inmitten des von feinkörnigem Chromatin erfüllten Kernraumes; die Chromatinkörnchen reichen bis an die Kernmembran hin, die Bildung eines transparenten Kernhofes wie bei *Devescovina* wird nicht beobachtet. Der Kern scheint mir im allgemeinen nach dem Typus von *Parajoenia* gebaut zu sein und seine Gestaltsverhältnisse dürften, wie im letztgenannten Fall, recht komplizierte sein, was sich aber hier nicht gut studieren läßt. Gelegentlich finde ich eine stark färbbare Chromatinansammlung an der äußersten Peripherie des Kernes; mitunter einen verdoppelten Binnenkörper, bevor irgendwelche andre Merkmale einer beginnenden Teilung sichtbar gewesen wären.

Sicher dürfte der Kern in irgend einer Beziehung zu dem starken, überall gleichen Querschnitt aufweisenden und hinten meist herausragenden Achsenstab stehen. Diese letztgenannte Eigenschaft des Achsenstabs erinnert an die als »Stachel« bekannte Bildung bei Tricho-

monaden; die bei Trichomonaden vielfach beschriebenen Granula an der Basis des »Stachels« habe ich hier nicht beobachtet.

Seitlich, unweit vom Kern, der vorhin genannten Einkerbung der Körperbegrenzung entsprechend liegt der kleine rundliche Blepharoblast, der aus einer Membran und einigen darin eingeschlossenen Körnchen sich aufbaut. Anscheinend im Zusammenhang mit dem Blepharoblasten entspringen nach vorn drei Geißeln. In der Nähe des Blepharoblasten, doch mit einem selbständigen Ursprung, entspringt eine große Schleppgeißel, die mit einer Schleppgeißelscheide versehen ist. Die seitliche Lage des Blepharoblasten erinnert an die gleiche Anordnung bei *Parajoenia*.

Auch in der Ausbildung des Parabasalapparats sind Anklänge an die eben genannte Gattung vorhanden. Der Apparat baut sich aus zwei ungleich großen, etwa zungenförmigen Parabasalkörpern auf, welche in der Nähe des Blepharoblasten festgeheftet zu sein scheinen und den Kern in bogenförmigem Verlauf umhüllen, so daß auf Präparaten, wo die Parabasalia mitgefärbt werden, die Kernumrisse verdeckt bleiben. Der größere untere Parabasalkörper weist nicht nur die charakteristische Krümmung, welche aus Fig. 62 ersichtlich ist, auf; sein distaler, etwas angeschwollener Teil krümmt sich zudem noch senkrecht zu der in Fig. 62 der Papierfläche entsprechenden Ebene. Die Zusammensetzung und das Färbevermögen der Parabasalkörper sind im übrigen genau die gleichen wie bei *Devescovina*, *Parajoenia* und *Stephanonympha*. Manchmal liegen die beiden Parabasalkörper der Länge nach gespalten vor, ohne daß der gesamte Apparat eine andre Konfiguration angenommen hätte. Um den Achsenstab herum, auf einer an den Parabasalkörper unmittelbar sich anschließenden Strecke, habe ich in seltenen Fällen eine dichte Ansammlung von kleinen, mit Eisen-Hämatoxylin stark färbbaren Körnchen beobachtet, was an ähnliche Befunde bei *Devescovina* erinnert.

Vom Blepharoblasten aus, der Wölbung des kleinen oberen Parabasalkörpers entsprechend, doch stets in einem deutlichen Abstand von diesem letzteren spannt sich eine derbe, gut sichtbare Membran aus; dieselbe bleibt nach unten, gegen den Achsenstab zu offen, wie ich mich namentlich bei der Forma minor überzeugt habe. Die Membran ist zu dem Suspensorialapparat des Kernes zu rechnen, wie er in besonders komplizierter Form bei *Joenia* nach GRASSIS Untersuchungen vorliegt.

Von der Teilung kann ich nur so viel berichten, daß sie nach dem schon mehrfach von mir geschilderten Typus verläuft. Das in Fig. 63,

Taf. XVIII, abgebildete Stadium läßt deutlich die extranucleäre Centralspindel erkennen. Das Chromatin scheint in Form von gröberen Körnern zusammengeballt zu sein und ist von der Kernmembran zurückgezogen. Die beiden Parabasalkörper sind auf die Spindelpole verteilt; der eine Parabasalkörper weist bereits eine Verdoppelung durch Längsspaltung auf. Nach dem oben mitgeteilten Befund dürfte die Spaltung der Parabasalkörper in der Regel der Teilung weit vorausgehen. Es liegt hier somit ein andrer Modus der Vermehrung von Parabasalkörpern als bei *Parajoenia* vor, welcher Gattung in der Ruhe gleichfalls zwei Parabasalia zukommen; wie bekannt, vermehren sich dieselben durch Querteilung. Über das Verhalten der Geißeln bei der Teilung kann ich nichts Sicheres berichten.

b) Forma minor.

Dieser Flagellat ist von der vorigen Form außer durch seine geringere Größe — er mißt 0,021 mm im längeren Durchmesser — auch durch gedrungenere, ovale Körpergestalt unterschieden; die seitliche Einkerbung am Vorderende ist auch hier nachweisbar. Im Bau des Kernes, Charakter des Achsenstabes, im Vorhandensein der bogenförmig gespannten Membran als Suspensorialvorrichtung des Kernes und in der Art der Begeißelung zeigt sich vollkommene Übereinstimmung mit F. major. Auch der Parabasalapparat ist nach dem gleichen Typus entwickelt, immerhin nicht vollkommen übereinstimmend. Wegen der Kleinheit der diesbezüglichen Verhältnisse und der dichten Anlagerung an den Kern ist der Parabasalapparat schwer zu studieren. Es scheint eine frühzeitige Verdoppelung des oberen Parabasale durch Längsteilung vorzukommen. Die Inhaltskörper des Plasmas verhalten sich ähnlich wie bei der größeren Form.

Die Beziehungen, welche eventuell zwischen den beiden Formen von *Foaina gracilis* obwalten, entziehen sich hier wie bei *Stephanonympha* der Beobachtung. In morphologischer Hinsicht ist die Gattung *Foaina* von Interesse, weil sie sowohl mit *Parajoenia* wie mit *Devescovina* Beziehungspunkte aufweist. Mit *Parajoenia* hat sie die Zusammensetzung des Kernes, die seitliche Lage des Blepharoblasten und den allgemeinen Grundbau des Parabasalapparates gemeinsam; auch die Ausbildung des Achsenstabes nähert sich *Parajoenia*. Mit *Devescovina* teilt hingegen die hier betrachtete Gattung den Geißelapparat, speziell was die Zahl der Geißeln anbetrifft.

Diagnose der Gattung *Foaina* Janicki: Langgestreckte oder

ovale Formen mit drei Geißeln, welche von einem seitlich asymmetrisch im Vorderkörper angebrachten Blepharoblasten entspringen; eine Schleppgeißel ist vorhanden. Parabasalapparat aus zwei den Kern umgreifenden Parabasalkörpern bestehend. Achsenstab vorhanden. Typ.-Art *F. gracilis* Janicki, im Enddarm von *Calotermes castaneus* Burm. (Honolulu).

6. Kleinere, nicht näher bestimmte Flagellaten.

Abgesehen von winzigen *Trichomastix*-artigen Flagellaten, welche gelegentlich mit Bakterien vollgepfropft auftreten, möchte ich nur mit wenig Worten zweier nicht uninteressanter Tierchen gedenken.

a. Form I.

Die eine Form ist mitunter ziemlich reich vertreten und bekundet unter den vielen Flagellaten des Termitendarmes ihre Eigenart. Es ist ein rundlicher, mit einer langen Schleppgeißel ausgestatteter Flagellat, von etwa 0,009 mm im Durchmesser, an dem ein runder chromatinreicher Kern bemerkenswert erscheint. Das außerordentlich, dichtgefügte feinkörnige Chromatin läßt an einer Stelle der äußersten Peripherie einen hellen Hof frei, in dem ein stark chromatischer runder Binnenkörper gelegen ist (Taf. XVIII, Fig. 65, 68). Der Kern ist auf der der Geißelinsertion zugewandten Seite wie abgestutzt und durch eine Zone transparenten Plasmas von einer scharf ausgeprägten fädigen Verbindung zwischen zwei als Geißelinsertion dienenden Basalkörpern getrennt. Jedes Basalkorn scheint eine Geißel zu tragen; auch die Schleppgeissel entspringt allem Anschein nach unmittelbar aus einem der zwei Basalkörner. Der Basalapparat macht den Eindruck, als ob es sich hier um eine ständige Desmose des Basalkornes bzw. eines Blepharoblasten handelte. Anscheinend gleichfalls in Verbindung mit einem Basalkorn entspringt ein zarter Achsenstab, der oftmals im Flagellatenkörper einen bogenförmigen Verlauf aufweist, über die Körperperipherie aber nicht hinausragt. Begleitet wird der Achsenstab von einem etwa bandförmigen Parabasalkörper (Fig. 65); dieser schmiegt sich dem Achsenstab so dicht an,daß in der Regel beide Organellen nicht auseinanderzuhalten sind und als ein einheiliches Gebilde erscheinen (Fig. 67). Der Parabasalkörper zeigt die gleichen Farbreaktionen, wie bei den übrigen im Termitendarm befindlichen Flagellaten; außerdem aber färbt er sich auffallenderweise mit Delafields Hämatoxylin. Nicht selten beobachtet man Kerne mit vermehrter Anzahl von Binnenkörpern (Taf. XVIII, Fig. 70). Es scheint ferner, daß diese binnenkörperartigen Gebilde den Kern verlassen und ins

Plasma gelangen (Fig. 69), wo sie sich durch tiefe Färbbarkeit auszeichnen und in der Regel gestreckte Gestalt annehmen (Fig. 66). Ich habe Gründe, dieselben nicht für Bacterien zu halten und es scheint mir bei dieser Form Abgabe des Chromatins aus Plasma in ziemlich reichem Maße vorzukommen.

b. Form II.

In zweiter Linie nenne ich sodann winzige Flagellaten von abgerundeter fast cystenartiger Gestalt, welche von mir nur sehr selten angetroffen wurden. Ihre Größe schwankt innerhalb beträchtlicher Grenzen, mitunter beträgt sie nur die Hälfte des für die vorige Form angegebenen Durchmessers. Typisch für diese Flagellaten ist eine relativ zum Körper außerordentlich lange Schleppgeißel (Taf. XVIII, Fig. 71). Sie entspringt neben einer (oder mehreren?) zarten Geißel aus einem kleinen Blepharoblasten. Dieser liegt dem einen Pol des in die Länge gestreckten spindelförmigen Kernes auf. Dem Kern angeschmiegt, auf den Blepharoblasten zustrebend, findet sich ein deutlicher gestreckt-blattförmiger Parabasalkörper. Das Plasma ist gleichmäßig körnig. Einen Achsenstab habe ich nicht beobachtet, doch möchte ich, da mir nur wenige von diesen Flagellaten zu Gesicht gekommen sind, das Vorhandensein eines solchen nicht ausschließen. Die Fig. 72 u. 73, Taf. XVIII, illustrieren den Verlauf der Kernteilung: man bemerkt die extranucleäre Centralspindel, den geteilten Parabasalkörper usw. Wäre nicht die Schleppgeißel vorhanden, so würden die Teilungszustände an Cysten von *Lophomonas* etwa erinnern. Auf Einzelheiten kann ich bei diesen winzigen Gebilden nicht eingehen.

Ich enthalte mich vorderhand der Entscheidung über die systematische Stellung dieser Formen und belege sie zunächst noch mit keinem Namen. Nur das eine möchte ich betonen, daß die genannten zwei Flagellaten meiner Ansicht nach in keiner Weise in den Entwicklungscyclus irgendeiner früher behandelten Flagellatenform hineingehören.

II. Flagellaten aus Calotermes (Cryptotermes) grassii (Iquique).

1. Calonympha grassii A. Foà.

Dieser von Frl. Dr. Anna Foà provisorisch beschriebene Flagellat gehört mit zum Schönsten und wohl auch zum Kompliziertesten, was die Natur in der Gruppe der Protozoen an Formen hervorgebracht hatte, und immer wieder wird das Auge des Beobachters angezogen, die Strukturen, die hier in einer einzigen, wenn auch vielkernigen Zelle stecken, zu enträtseln; freilich ist der Erfolg kein restloser.

In der Regel findet sich dieser große Flagellat in beträchtlicher Anzahl, mit *Devescovina* vermengt, im Enddarm der chilenischen Termiten; immerhin kommen Fälle vor, wo *Calonympha* auffallend spärlich gegenüber der reich vertretenen letztgenannten Gattung auftritt, eine Erscheinung, deren Grund ich kaum anzugeben wüßte.

Die Gestalt des Körpers tritt uns in wechselnder Form entgegen, doch wiegt bei weitem birnförmige Gestalt des Parasiten vor (Taf. XVI, Fig. 36, 37); manchmal ist das Tier annähernd oval, stets aber läßt sich der flagellentragende Pol als der spitzere gegenüber dem andern stumpferen unterscheiden. In vielen Fällen wird die Körpergestalt rundlich, nämlich wenn die Kerne sich zur Teilung anschicken, was wohl mit deren andersartiger Verteilung in der Zelle zusammenhängt; doch soll das nicht als feste Regel gelten und überhaupt ist der Körper, wie gesagt, weitgehender Gestaltsänderung fähig.

Die Größe im längeren Durchmesser beträgt maximal 0,069 mm (nach A. Foà allerdings bis 0,090 mm, was ich nicht beobachtet habe). Stets finden sich auch Abstufungen zu bedeutend kleineren Formen, die etwa nur die Hälfte des eben genannten Durchmessers aufweisen und auch durch eine kleinere Zahl von Kernen ausgezeichnet erscheinen.

Ich habe keine Gelegenheit gehabt, die Tierchen lebend zu beobachten. Nach A. Foà bewegen sich dieselben relativ rasch, wobei das zugespitzte, mit Geißeln versehene Körperende sich als das Vorderende zu erkennen gibt. (»Esaminati a fresco, in cloruro di sodio, se il materiale è stato convenientemente diluito, — si vedono attraversare piuttosto rapidamente il campo del microscopio, e così si determina che l'estremità anteriore è costitutita dal polo più acuto, il quale è rivestito da molti flagelli« 31, S. 543). An dem von Flagellen freien Körperteil heften sich oftmals nach A. Foà in großer Anzahl fadenförmige Microorganismen an; Andeutungen davon finden sich auch an den mir vorliegenden gefärbten Präparaten vor.

Die Körperpellicula ist recht dünn, verleiht aber dem Flagellat stets eine bestimmte Gestalt. Strukturen an der Pellicula, etwa denen von *Stephanonympha* vergleichbar, habe ich nicht wahrgenommen.

Bezüglich der Beschaffenheit des Plasmas sind zwei ungleich große Regionen zu unterscheiden. Am vorderen, meist zugespitzten, die Kerne sowie Geißeln führenden Pol ist das Plasma durchaus homogen, hell, anscheinend flüssig; es führt hier niemals fremde Bestandteile. Der übrige, überwiegende, die Hauptmasse des Tieres ausmachende Körperteil besteht aus grobkörnigem, bald mehr, bald weniger vacuolisiertem Plasma und beherbergt in großer Anzahl Bacterien, namentlich aber

Holzfragmente von allerlei Größe; in den in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparaten fällt das Holz durch starke Lichtbrechung auf. Gelegentlich habe ich an der Grenze der beiden erwähnten Körperregionen dicht unterhalb der Kerne, eine stattliche, im ganzen etwa ovale Ansammlung dichten, mit Eisen-Hämatoxylin stärker färbbaren Plasmas, in welchem anscheinend Bacterien überwogen, beobachtet; die Ausdehnung dieser Ansammlung kann im einzelnen wechseln. Ich glaube sicher, daß hier nicht etwa eine bloße Kondensation des dichteren Plasmas als Ausdruck einer Schrumpfungserscheinung unter dem Einfluß von Reagentien vorliege. Vielmehr werde ich lebhaft erinnert an ein analoges Gebilde bei *Joenia annectens*, das früher von Grassi als »zona chromidiale« in Anspruch genommen worden war, nach neueren Untersuchungen Grassis aber ein aus dichtem Plasma bestehendes, gewissermaßen phagocytäres Organell ist, wo Bacterien angesammelt werden. In diesem wie in jenem Fall ist die nähere Bedeutung dieser Plasmadifferenzierung unbekannt, immerhin scheint eine Art Speicherungsorganell vorzuliegen; ich wiederhole, daß bei *Calonympha* das fragliche Gebilde nicht konstant auftritt, was im Gegenteil für *Joenia* charakteristisch ist.

Die Kerne sind am vorderen Körperpol, unterhalb des eigentlichen Scheitels, in konzentrischen Kränzen in der Nähe der Körperoberfläche angeordnet. Ihre Anzahl wechselt und damit auch die Zahl der kranzförmigen Etagen. Bilden die Kerne einen einzigen Kranz, was für kleine Formen von *Calonympha* zutrifft, so sieht man ihrer etwa 12; sehr verbreitet sind Formen mit 2—3 Kernkränzen und alsdann beträgt die Zahl der Kerne über 50. Gelegentlich, namentlich bei Exemplaren mit zwei Kränzen von Kernen, kann man die konzentrische, etagenmäßige Anordnung der Kerne mit außerordentlicher Regelmäßigkeit ausgedrückt beobachten. A. Foà vergleicht die regelmäßig in Reihen angeordneten Kerne mit einer Perlenschnur. In den meisten Fällen aber wird der konzentrische Aufbau, der ohne Zweifel die Grundlage für die Verteilung der Kerne abgibt, mehr oder weniger verwischt. Niemals sind freilich die Kerne, abgesehen von Teilungsstadien, ganz regellos im Plasma zerstreut. Der Abstand zwischen je zwei Kernen bewahrt immer einen konstanten Charakter, und sind die Kerne nicht in konzentrischen Reihen, so weisen sie eine ziemlich regelmäßige Alternanz auf. Nicht selten läßt sich beobachten, daß die Kerne nicht gleichmäßig in der ganzen Circumferenz verteilt sind, sondern daß sie auf der einen Seite des Flagellats in großer Anzahl, etwa 4, 5 oder 6 Etagen entsprechend angebracht erscheinen, während sie auf der gegen-

überliegenden Seite ganz außerordentlich spärlich auftreten. Mit welchen Zuständen des Tieres diese Verteilungsart der Kerne zusammenhängt, kann ich nicht angeben; mit Vorbereitung zur Teilung, wovon später die Rede sein wird, scheint sie mir nicht in Beziehung zu stehen.

Die großen Kerne haben durchweg runde oder ovale Gestalt; eine starke Streckung des Kernes in der Richtung des einen Durchmessers, wie bei *Stephanonympha*, kommt hier nicht vor. Die Kerngröße unterliegt keinen nennenswerten Schwankungen in den verschiedenen Etagen. Die Kerne sind chromatinreich und stark färbbar. In der Teilungsruhe findet sich das Chromatin in Körnchenform, nicht allzufein verteilt, und zwar vorwiegend an der Peripherie der Kerne, so daß ein hellerer Binnenraum zum Vorschein kommt. In vielen Fällen hebt sich ein Binnenkorn, fast stets von einer Vacuole umgeben, deutlich ab; dasselbe dürfte immer vorhanden sein, aber nur bei bestimmter Verteilung des Chromatins im Kern deutlicher zum Ausdruck gelangen. Ob hier von einem echten Caryosom die Rede sein kann, bezweifle ich. Bemerkenswert ist, daß das Binnenkorn mit Vorliebe periphere Lage im Kern einnimmt, in vielen Fällen liegt es direkt der Kernmembran an, ja es macht mitunter den Eindruck eines extranucleären Gebildes (Taf. XV, Fig. 30—33). In bezug auf die Deutlichkeit bzw. Lage des Binnenkorns verhalten sich in der Regel alle Kerne eines Tieres gleich. Ein verdoppeltes Binnenkorn wird gelegentlich beobachtet. In einzelnen Fällen läßt sich zudem eine gewisse Regelmäßigkeit in der Lage des Binnenkorns in den einzelnen Kernen in Rücksicht auf die Körperbegrenzung bzw. die dicht unter der Körperoberfläche gelegenen Blepharoblasten wahrnehmen: bald liegen die Binnenkörner alle so, daß sie in bezug auf die Körperbegrenzung den größtmöglichen Abstand bewahren (Fig. 30), bald umgekehrt, der Oberfläche möglichst genähert, in welch letzterem Fall sie in die direkte Nachbarschaft der Blepharoblasten gelangen. Die Kernmembran ist immer deutlich sichtbar.

Einem jeden Kern entspricht einer von den eben genannten Blepharoblasten. Dieselben liegen, wie gesagt, dicht unter der Pellicula und fallen dank ihrer stattlichen Größe sowie ihrer außerordentlich starken Färbbarkeit mit Eisen-Hämatoyxlin nach Sublimatkonservierung, sofort in die Augen (Taf. XV, Fig. 30, 34; Taf. XVI, Fig. 36, 37; Taf. XVII, Fig. 42); bei Behandlung mit Hämalaun bleiben sie hingegen gänzlich ungefärbt und unsichtbar, und das gleiche gilt für Eisen-Hämatoxylin nach Fixierung in Flemming'scher Lösung (Taf. XV, Fig. 31, 32). Die Gestalt der Blepharoblasten erscheint zumeist nicht regelmäßig rund; es macht fast den Eindruck, als ob die Blepharoblaste aus einigen mitein-

ander »verbackenen« Körnern beständen, doch ist ein weiteres Eindringen in die Struktur dieser Gebilde nicht möglich. Im übrigen zeigen die Blepharoblaste in ihrer Größe, Lage und Ausbildung große Uniformität, so daß ich nichts besonders Bemerkenswertes über dieselben mitzuteilen habe.

Aus einem jeden Blepharoblasten entspringt nach Innen ein feiner, mit Eisen-Hämatoxylin gut darstellbarer Achsenfaden (Taf. XVI, Fig. 36); in einem Bogen begibt er sich gegen die Körpermitte, wo die Gesamtheit der Fäden — auch der später zu besprechenden, vom äußersten Scheitel herkommenden — zu einem mächtigen, lockeren, geradlinig verlaufenden und über die hintere Körperbegrenzung nicht hinausragenden Achsenfadenbündel zusammentritt.

Nach außen nehmen aus einem jeden Blepharoblasten die überaus langen feinen Geißeln ihren Ursprung. Auf den ersten Blick hat es den Anschein, als wenn einem jeden Blepharoblasten eine einzige Geißel entspräche, und die genauere Feststellung des wirklichen Sachverhaltes ist nicht leicht, namentlich wo mir kein frisches Material zur Vornahme besonderer Färbungen zur Verfügung gestanden hatte. Nach einer sorgfältigen Prüfung bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß mit einem Blepharoblasten vier Geißeln in Verbindung stehen: eine davon ist dicker, fast bändchenartig, die drei übrigen sind außerordentlich fein.

Die Kerne liegen nicht einfach frei im Plasma, sondern sind von Membranen kelchartig umgeben; doch sind diese Verhältnisse auf den mir vorliegenden Präparaten sehr schwer zu studieren. Ähnliche Strukturen scheint A. Foà beobachtet zu haben: »Sembra a volte di distinguere anche attorno a qualche nucleo una sorta di calice di protoplasma ispessito, simile a quello che contiene i granuli, ma è molto difficile il determinare la cosa con precisione . . .« (31, S. 545). Daß die Kerne von einem besonderen Plasma umgeben gewesen wären, habe ich freilich nicht gesehen.

Zu einem jeden Blepharoblasten gehört ein sehr einfach gebauter und schwach entwickelter Parabasalapparat. Dieses Organell ist von A. Foà übersehen worden (s. auch w. u.), und ich hebe gern hervor, daß die Auffindung dieses höchst unscheinbaren Gebildes mir durch die Kenntnis der entsprechenden Teile bei *Stephanonympha* wesentlich erleichtert worden ist. Es handelt sich um rundliche oder ovale, seltener in die Länge gestreckte Körperchen, welche aus dichterem, durchaus homogenen Plasma bestehen und jeweilen in der Nähe des Blepharoblasten und infolgedessen auch des Kernes in einer aus Fig. 30, 34, 36, 37 und 42 ersichtlichen Art und Weise angebracht sind. Ein

sicheres Mittel zu deren Darstellung ist die Nachfärbung von stark differenzierten Eisen-Hämatoxylin-Präparaten mit Eosin: die Parabasalkörper leuchten schwach rosa und sind unverkennbar. Ferner treten sie deutlich mit Osmiumsäure geschwärzt nach Behandlung mit FLEMMINGscher Lösung (eine Stunde) und Färbung mit Eisen-Hämatoxylin hervor; Fig. 32, Taf. XV, vergegenwärtigt die diesbezüglichen Bilder; an dem gegen den Kern zugekehrten Rand des Parabasalkörpers tritt scharf eine geschwärzte Linie auf, die möglicherweise als Parabasalfaden zu deuten ist, die Blepharoblaste bleiben bei dieser Behandlungsart unsichtbar. Eigenartig verhalten sich die Parabasalkörper nach Färbung mit Hämalaun (Taf. XV, Fig. 31): sie erscheinen in diesem Fall nicht homogen, sondern von körniger Zusammensetzung, färben sich stark und nehmen entschieden kernähnliches Aussehen an. Bei Anwendung von Hämalaun und Eosin (auf Schnitten) ist die Affinität der Parabasalia zum Hämalaun viel stärker als zu Eosin. Einzelheiten, so namentlich die Frage, ob die Parabasalkörper mit den zugehörigen Blepharoblasten in fadenförmiger Verbindung stehen, sind sehr schwer zu studieren und müssen übergangen werden.

Daß zwischen Achsialstrukturen, Kern, Blepharoblast, Parabasalapparat und Geißeln eine feste Beziehung besteht, derart, daß die genannten Organellen eine Einheit bilden, ist ja von Formen, welche mit einem einzigen Kern ausgestattet sind, wie *Lophomonas* oder *Joenia* zur Genüge bekannt. Auch für *Calonympha* gilt das gleiche in bezug auf den jeweiligen Komplex der genannten Organellen; derartige Organellenkomplexe wiederholen sich bei *Calonympha* vielmals, was übrigens für *Stephanonympha*, wie oben dargestellt, gleichfalls zutrifft. An und für sich wäre es vielleicht überflüssig, eine einheitliche, sich wiederholende Gruppe von Organellen mit einem besonderen Namen zu belegen. Da aber die Komplikation im Bau von *Calonympha* durch diese Zellenbestandteile noch nicht erschöpft ist und wir hier zweierlei differente Gruppen von Organellen unterscheiden werden, so habe ich vor zwei Jahren für einen Komplex, bestehend aus: Kern, eventuell mit der ihm zugehörigen Plasmapartie und mit Membranen + Blepharoblast + Parabasalapparat + Achsenfaden + vier aus dem Blepharoblasten entspringenden Geißeln die Bezeichnung Karyomastigont vorgeschlagen.

An die etagenmäßig um den Scheitel herum angebrachten Karyomastigonten schließen sich oben, den Scheitel vollkommen bedeckend, weitere und verwandte Zelldifferenzierungen an, deren Zusammensetzung durch den Gebrauch des Namens Akaryomastigonten ohne weiteres

verraten wird: es sind Blepharoblaste, jeweilen mit einem Parabasale, Achsenfaden, Flagellen sowie mit deutlichem besonderen Plasma in Spindelform, jedoch ohne die Gegenwart eines Kernes, wie das schon A. Foà — abgesehen vom Parabasalapparat — richtig erkannt hatte. Alle diese Differenzierungen reihen sich unmittelbar an diejenigen der Karyomastigonten an, doch fehlt hier stets die konzentrische Anordnung in Kränzen; die Blepharoblaste usw. sind vielmehr alternierend, etwa wie die Schuppen an einem Tannenzapfen verteilt.

Die Blepharoblaste sind in Größe und färberischem Verhalten von denjenigen der Karyomastigonten nicht unterschieden, sie liegen nur dichter als im letztgenannten Fall. Die Zahl der Akaryomastigonten ist viel größer als diejenige der Kerne. Auch die Achsenfäden zeigen nichts Besonderes, sie münden in das gemeinsame Achsenfadenbündel ein, dessen centralen Teil sie wohl bilden. Doch ist zu bemerken, daß die Achsenfäden nicht einfach radial der Medianlinie zustreben, sondern gleichsinnige Kurven beschreiben, was zur Folge hat, daß der obere Teil des Achsenfadenbündels deutlich tordiert erscheint, wovon man sich bei der Aufsicht vom Scheitelpol aus überzeugen kann. Übrigens dürften auch die Achsenfäden der Karyomastigonten sich an dieser Torsion beteiligen. Vom Blepharoblasten jeweilen beginnend, in unmittelbarem Anschluß an den peripheren Teil des Achsenfadens, läßt sich eine Partie anscheinend dichteren, aber durchaus homogenen Plasmas in Spindelform wahrnehmen; diese spindelförmigen Plasmapartien, welche den Achsenfaden einseitig in der aus Fig. 36, Taf. XVI, ersichtlichen Art und Weise anliegen, nehmen gegen den Scheitel von *Calonympha* an Größe allmählich ab. In der Mitte einer jeden derartigen Plasmadifferenzierung liegt ein winziger, aber unverkennbarer Parabasalkörper, der sich färberisch genau so verhält, wie die entsprechenden Gebilde der Karyomastigonten. Ich muß hervorheben, daß bei der Färbung mit Hämalaun die Blepharoblaste unsichtbar bleiben, die Parabasalkörper in ihrer spindelförmigen Plasmamasse durchaus den Eindruck eines kleinen Kernes in der Zelle hervorrufen. Und doch sind es sicher keine echten Kerne. Die Deutung dieser centralen Gebilde als Parabasalkörper wird u. a. auch dadurch gestützt, daß sie sich genau so färben, wie der charakteristische Parabasalapparat von *Devescovina*, zu welchem Vergleich in einem jeden Präparat die Gelegenheit ohne weiteres gegeben ist. Für Leser, welche etwa meine vorliegende Beschreibung von *Calonympha* mit der vorläufigen Mitteilung von A. Foà genau vergleichen werden, muß ich hervorheben, daß A. Foà die Parabasalkörper der Akaryomastigonten gesehen hatte, und zwar bei der Färbung mit Hämalaun,

in diesem Fall aber dieselben irrtümlich für Blepharoblaste erklärt hatte (d. h. »Granuli« in der damaligen Terminologie), was ja naheliegend war, weil die Blepharoblaste mit der genannten Methode nicht sichtbar gemacht werden.

Durch die eigenartige Ausbildung der Karyo- und Akaryomastigonten wird ein hoher Grad von Komplikation im Bau von *Calonympha* erreicht, und es ist zur Zeit nicht möglich, die Bestimmung der einzelnen Teile mit einem genügenden Grad von Wahrscheinlichkeit zu präzisieren. Eines dürfte aber aus dem Vergleich der zweierlei Zelldifferenzierungen wohl behauptet werden, und zwar, daß für die selbständige Bewegung einer im Blepharoblasten verankerten Flagellengruppe die unmittelbar benachbarte Gegenwart eines Kernes nicht notwendig ist. Im Blepharoblasten, dem Parabasalapparat bzw. den zugehörigen Plasmapartien sind sehr wahrscheinlich alle Bedingungen für autonome Arbeit der Geißeln gegeben; den Achsenfäden kommt wohl eher die Bedeutung zu, das ganze Tier durch ein centrales Stützgebilde zu verfestigen bzw. auch die zahlreichen peripherisch zerstreuten Organellen zu einer Einheit zusammenzuhalten. Daß eine derartige Unabhängigkeit der Flagellenarbeit vom Kern tatsächlich besteht, läßt sich sonst unter Flagellaten namentlich deutlich bei *Lophomonas blattarum* feststellen, wo nach meinen Untersuchungen bei der Teilung der in einer doppelten Basalkörperchenreihe wurzelnde Wimperschopf lange Zeit zu schlagen fortfährt, während der Kern seine normale Lage verläßt und nach dem entgegengesetzten Körperende zum Vollzug der Kernteilung hinwandert. Im übrigen hatte früher schon, wie bekannt, PETER experimentell an Flimmerzellen den hohen Grad der Autonomie der Wimperorgane nachgewiesen.

Daß die Differenzierung in Karyo- und Akaryomastigonten ihren Sinn erst bei etwaiger Auflösung von *Calonympha* in einkernige Formen dokumentieren sollte, läßt sich durch Beobachtung in keiner Weise stützen; ein derartiger Zerfall ist mir niemals zu Gesicht gekommen. Vollkommen ausschließen kann ich die Annahme, es läge hier eine Differenzierung von sexuellem Charakter vor.

Als Nahrung dient dem Parasiten anscheinend in erster Linie das im Termitendarm enthaltene Holz; Holzfragmente werden in der Tat im Plasma der Parasiten gefunden. Durch den Umstand, daß der Scheitel und dessen Umkreis von Flagellen und den diesen zugehörigen übrigen Organellen besetzt ist, dürfte der Weg, den die Nahrung zu nehmen hat, vorgezeichnet sein: die Holzpartikelchen können auf der ganzen Peripherie des Körpers, mit Ausnahme der eben genannten

Partien aufgenommen werden. Irgendwelche besonders prädisponierte Stelle für die Nahrungsaufnahme ist nicht nachzuweisen.

Die einzige beobachtete Art der Vermehrung bei *Calonympha* ist diejenige durch Zweiteilung und dieser Vorgang wird durch Teilung der Karyo- und Akaryomastigonten eingeleitet. In beiden Zelldifferenzierungen von *Calonympha*, den kernhaltigen sowohl wie den kernfreien, verläuft die Teilung gleichzeitig. Die birnförmige Gestalt des Flagellats wird früher oder später aufgegeben. Die Prophasen der Kerne werden manchmal beobachtet zu einer Zeit wo die Kerne ihre mehr oder weniger regelmäßige Anordnung noch bewahren; früher oder später erscheinen aber die Kerne, namentlich einseitig, über ein größeres Areal der Körperoberfläche zerstreut, während die Akaryomastigonten längere Zeit hindurch ihre ursprüngliche Lage beibehalten (Taf. XVI, Fig. 38). Das Achsenfadenbündel ist recht oft, wie übrigens auch sonst gelegentlich, auf sich selbst in verschiedener Art und Weise zurückgekrümmt. Es gilt als allgemeine Regel, daß sämtliche Phasen der Kernteilung in allen Kernen von *Calonympha* synchron verlaufen, und das gleiche scheint auch für die Akaryomastigonten zu stimmen.

Der Beginn der Prophasen wird durch Konsolidierung des sonst körnchenförmig verteilten Chromatins zu einem mehrfach verschlungenen, peripherisch an der Kernmembran angeordneten Faden angedeutet (Taf. XV, Fig. 34); mit absoluter Sicherheit kann ich freilich die Kontinuität dieses Fadens nicht verbürgen. Der Aufbau des Chromatinfadens aus perlschnurartig aneinandergereihten großen Körnern ist zunächst außerordentlich deutlich zu sehen. Die Rolle des Binnenkornes während der Teilung läßt sich nicht verfolgen. Jedem Kern liegt nach wie vor der zugehörige Blepharoblast mit den übrigen Organellen an.

Nun zerfällt der Chromatinfaden in eine geringe Anzahl von stattlichen, bandförmigen Chromosomen (Taf. XVI, Fig. 38). Es werden deren vier, manchmal anscheinend fünf gezählt; dieselben sind nicht alle von gleicher Länge und erscheinen oft mannigfach verkrümmt. Immerhin wird nicht selten beobachtet, daß die Chromosomen ungefähr parallel zueinander in einem Kern angeordnet sind, was infolge ihrer Bänderform den Kernen ein eigentümlich gestreiftes Aussehen verleiht. Die Zusammensetzung der Chromosomen aus einzelnen Körnern tritt bald mehr, bald weniger deutlich zutage; gelegentlich ist die Längsspaltung an den Enden der Bänder angedeutet.

Jetzt tritt eine außerordentlich deutliche stabförmige, extranucleäre Spindel auf (Taf. XV, Fig. 35); sie scheint nicht anders als durch Teilung des Blepharoplasten ihren Ursprung zu nehmen, man beobachtet wenig-

stens an ihren Polen die kleinen Tochterblepharoblaste angebracht. Indessen muß ich die Schwierigkeit im Studium diesbezüglicher Einzelheiten betonen, und ich verweise auf eine spätere Diskussion dieser Frage. Die Kerne werden oblong bis spindelförmig, und indem die Spindel der Kernmembran sich dicht anschmiegt und die Kerngestalt offenbar beeinflußt, resultieren Kernformen, wie sie aus Fig. 35 ersichtlich sind. Es mag auf die Ähnlichkeit dieser Stadien mit denjenigen von *Stephanonympha* hingewiesen werden.

Die Chromosomen erleiden in der Folge eine Verkürzung, offenbar durch eine Art Verdichtung und sammeln sich in der Mitte des Kernraumes an; dieses Stadium darf als Metaphase aufgefaßt werden (Taf. XVI, Fig. 40). Die Verdichtung der Chromosomen ist namentlich deutlich in Fig. 39; diese Figur macht auch anschaulich, wie die sich teilenden Kerne im Plasma zerstreut liegen. Die Anaphasen entziehen sich leider der Beobachtung und ich kann nicht berichten, wie die Teilung der Chromosomen zustande kommt.

Während der Telophasen hat die stabförmige Spindel an Länge zugenommen, die relativ kleinen Tochterkerne liegen in der Nähe der Blepharoblasten (Taf. XVII, Fig. 43). Interessant ist jetzt die spezielle Anordnung der Chromosomen im Kern. Dieselben konvergieren deutlich gegen die außerhalb der Kernmembran gelegenen Blepharoblaste, ein Verhalten, das an analoge Vorgänge bei der Kernteilung von *Lophomonas blattarum* erinnert. Es hat auf den ersten Blick den Anschein, daß die Blepharoblaste als Centriolen der Spindel funktionieren; doch dürfte der wirkliche Sachverhalt, wie schon gesagt, ein komplizierterer sein, worüber Näheres im Allgemeinen Teil. Die Chromosomen zeigen jetzt im übrigen viel deutlicher als früher ihre Zusammensetzung aus einzelnen Körnern, in die sie sich sodann ohne Zweifel aufzulösen haben.

Das Verhalten des Parabasalapparats während der Teilung ist außerordentlich schwer zu studieren. Doch läßt sich unter Anwendung von Osmiumsäuregemischen (Flemmingsche Lösung) feststellen, daß Übereinstimmung mit dem entsprechenden Prozeß bei *Stephanonympha* vorliegt, was die Fig. 40, Taf. XVI, bekräftigt: an dem einen Pol der Spindel liegt der unveränderte Parabasalkörper, an dem andern Pol ist derselbe winzig klein, offenbar durch Neubildung entstanden (die Blepharoblaste treten bei der angewandten Methode nicht zutage).

Nicht dankbarer zu verfolgen ist die Frage, wie die Geißeln den Teilungsprozeß durchmachen. Tatsache ist, daß in Verbindung mit den Tochterblepharoblasten auf dem Stadium etwa der Metaphase stets Geißeln beobachtet werden, und zwar anscheinend je zwei Geißeln mit

einem Blepharoblasten; die Geißeln sind länger als das in Fig. 35, Taf. XV und Fig. 39, Taf. XVI, angedeutet ist, doch kann ich nicht behaupten, ob sie normale Länge haben; Dickenunterschiede sind nicht wahrnehmbar. Wahrscheinlich werden von den vier normal an einem Blepharoblasten vorhandenen Geißeln je zwei auf die Tochterblepharoblaste verteilt, die fehlenden hingegen neu gebildet. Beim Studium gerade dieser Verhältnisse überzeugt man sich, daß die sich teilenden Kerne und speziell Blepharoblaste eine oberflächliche Lage dicht unter der Pellicula einnehmen (Taf. XV, Fig. 35).

Gleichzeitig mit den Kernen teilen sich, wie schon gesagt, die Akaryomastigonten, wenn auch die Vorbereitungen zur Teilung an diesen letzteren später wahrgenommen werden als an den ersteren. Infolge der Abwesenheit eines Kernes bezieht sich die Teilung hier nur auf die Elemente, welche sonst extranucleäre Lage aufweisen. Es handelt sich um eine stabförmige Spindel, an deren Polen Tochterblepharoblaste wahrzunehmen sind. Es gilt hier für die Akaryomastigonten das schon früher für die Kerne Gesagte: dem Anschein nach könnte die gesamte Teilungsfigur auf eine bloße Blepharoblastdesmose zurückführbar sein, sehr wahrscheinlich aber ist der Sachverhalt ein andrer. Die Teilung des zu den Akaryomastigonten zugehörigen Plasmas sowie die Verdoppelung des Parabasalapparats sind Vorgänge so minutiöser Natur, daß sie auf den mir vorliegenden Präparaten nicht verfolgt werden konnten. Die sich teilenden Akaryomastigonten werden anscheinend ganz regellos im Plasma zwischen den Kernen zerstreut; wie diese liegen sie stets in der oberflächlichen Plasmaschicht. Die Fig. 39, Taf. XVI und Fig. 43, Taf. XVII, vergegenwärtigen deutlich diese Verhältnisse; die Teilung scheint überall in einem Individuum synchron zu verlaufen, auch in diesem Verhalten liegt somit eine Parallele zur Kernteilung vor; ohne Zweifel dürften aus den Tochterblepharoblasten Geißeln entspringen.

Es fehlen mir Zwischenstadien, welche Schritt für Schritt beweisen würden, daß die durch die Desmose der Blepharoblaste entstandenen Spindeln sowohl bei den Karyo- wie bei den Akaryomastigonten persistieren, enorm in die Länge wachsen und so die Bestandteile für die Achsenfäden der beiden Tochtertiere von *Calonympha* abgeben. Ich muß unmittelbar an das in Fig. 44, Taf. XVII, abgebildete, weit vorgeschrittene Stadium anknüpfen, wo die beiden Tochtergruppen von Karyo- und Akaryomastigonten bereits eine bestimmte, die spätere Ausgestaltung vorbereitende Anordnung angenommen haben, die zu den beiden Gruppen gehörenden Achsenfäden aber noch ein Kontinuum bilden, nämlich

in V-Form durch das ganze Plasma des Muttertieres hinziehen. Es erinnert dieses Stadium durchaus an das bekannte Schicksal der extranucleären Spindel bei *Joenia*, *Trichomonas*, *Lophomonas*, und auch bei *Devescovina* nach Untersuchungen, die in dieser Arbeit niedergelegt sind. Wenn mir, wie gesagt, beweisende Zwischenstadien fehlen, so ist die Übereinstimmung mit den genannten gut studierten Formen so groß, daß ich ohne Bedenken die Entstehung des Achsenfadenbündels von *Calonympha* gleichfalls auf die, einem extremen Wachstum unterliegenden, persistierenden Centralspindeln zurückführe.

Daß eine einfache Durchschnürung im Plasma eines soweit wie in Fig. 44 im Teilungsprozeß gediehenen Tieres zwei Tochtertiere zustande kommen läßt, ist ohne weiteres anzunehmen. Anderseits ist es klar, daß bei *Calonympha* zwei Arten von Teilungen der Karyo- und Akaryomastigonten vorkommen müssen: solche, welche zur Entstehung zweier Tochtertiere führen, und solche, welche lediglich zur Vermehrung der betreffenden Organellen in einem Tier beitragen. Ob beide Teilungsarten etwa in ihrem Verlauf sich voneinander unterscheiden lassen, ist mir nicht möglich zu sagen; die von mir beobachteten und abgebildeten Stadien rechne ich sämtlich zum erstgenannten Teilungstypus, und das auf Grund der Zahl der in die Teilung eintretenden Kerne und Akaryomastigonten, sowie auf Grund der Anordnung der Tochtergruppen (Taf. XVII, Fig. 44).

Während des Teilungsprozesses lassen sich im Plasma des Flagellats keine von den gewöhnlichen abweichenden Zustände beobachten; die Tiere lassen wie sonst Holzpartikelchen in ihrem Innern erkennen.

Etwaiger Zerfall von *Calonympha* in einkernige Elemente ist von mir trotz der auf diesen Punkt gerichteten Aufmerksamkeit niemals angetroffen worden; auch zeigt keine der kleineren, neben *Devescovina* im gleichen Darm vorkommenden einkernigen Formen Charaktere, welche in diesen Flagellaten derartige Zerfallsprodukte von *Calonympha* vermuten ließen.

Der bei *Stephanonympha* beobachtete Dimorphismus findet kein Gegenstück bei *Calonympha*. Die wenig- bzw. vielkernigen Formen von *Calonympha* sind enschieden als Entwicklungsstadien eines und desselben Typus aufzufassen. Es wäre wohl gewagt und zurzeit kaum irgendwie begründet, den Dimorphismus der Individuen von *Stephanonympha* im Dimorphismus der Organellen von *Calonympha* (Karyo- und Akaryomastigonten) wiederfinden zu wollen.

Cystenbildung ist nicht beobachtet worden.

Diagnose der Gattung *Calonympha* A. Foà emend. Janicki:

Große Flagellaten, deren vordere Partie dicht mit körperlangen Geißeln bedeckt ist. Mehrere bis viele Kerne mehr oder weniger kranzartig angeordnet unterhalb des Scheitels; jedem Kern entspricht ein Blepharoblast mit einer Geißelgruppe, ein Achsenfaden und Parabasalapparat. Der Scheitel ist eingenommen von denselben Organellen in großer Anzahl, doch ohne Kerne (Akaryomastigonten). Sämtliche Achsenfäden treten zu einem centralen Achsenfadenbündel zusammen.

Typ.-Art: *C. grassii* A. Foà, im Enddarm von *Calotermes* (*Cryptotermes*) *Grassii*, Chile.

2. Devescovina striata A. Foà.

Ich verweise auf die kurze Beschreibung von A. Foà (30) und auf die diesbezügliche Originalabbildung (s. Textfig. 11). Die Differentialcharaktere gegenüber der Varietät *hawaiensis* sind folgende. Varietät



Textfig. 11.
Devescovina striata A. Foà. Nach A. Foà.

hawaiensis ist im allgemeinen etwas größer, indem hier im Durchschnitt die längere Achse 0,046 mm, bei *striata* hingegen 0,040 mm beträgt. Ferner habe ich bei den chilenischen Formen niemals die sogenannten »breiteren« Exemplare angetroffen. Damit steht in Zusammenhang die unterschiedliche Entwicklung des Parabasalapparats. Bei *D. striata* wird fast ausnahmslos eine doppelte Spirale des Parabasalschlauches beobachtet; die vielen Windungen, welche die »breiteren« Formen der

Varietät *hawaiensis* auszeichnen, habe ich hier niemals vorgefunden. Offenbar also kommt der Ausbildung des Parabasalapparats — obschon innerhalb des Formenkreises von Varietät *hawaiensis* mannigfache Übergangsformen vorkommen — ein gewisser systematischer Wert zu. Der Unterschiede ließen sich wohl noch mehr finden, wenn ich beide Formen unter gleichen Bedingungen zu beobachten Gelegenheit gehabt hätte; doch stand mir von der in Rede stehenden Form kein lebendes Material zur Verfügung.

Diagnose der Gattung *Devescovina* A. Foà:

Körper von gestreckter, hinten meist zugespitzter Gestalt; drei nach vorn gerichtete, von einem Blepharoblasten entspringende Geißeln, sowie eine Schleppgeißel mit Schleppgeißelscheide vorhanden; Parabasalapparat in Form einer Spirale den vordersten Teil des Achsenstabes umgreifend und dem Blepharoblasten zustrebend. Typ. Art: *D. striata* A. Foà. Im Enddarm von *Calotermes* (*Cryptotermes*) *grassii*, Iquique (Chile).

3. Nicht näher bestimmte Flagellaten.

Auf Schnitten durch den Enddarm chilenischer Termiten läßt sich eine große Anzahl kleinerer einkerniger Flagellaten beobachten, welche allem Anschein nach an der Darmwand befestigt sind bzw. die Darmwand anbohren. Es sind Flagellaten von länglich-ovaler Gestalt, mit 0,013 mm zählendem längeren Durchmesser, mit einem vorn angebrachten großen rundlichen Kern, mit einem feinen Achsenstab und ohne erkennbaren Parabasalapparat. Das Vorderende erscheint spitz rüsselartig ausgezogen und vermittelt die Verbindung mit der Darmwand. Über die Flagellen ist es nicht möglich, Rechenschaft zu geben; vielleicht sind dieselben bei der festsitzenden Lebensweise verloren gegangen. Stellenweise liegen diese Formen sehr dicht gedrängt beisammen und in diesem Fall mit ihrem spitzen Vorderende konvergierend, während die eigentlichen Körper zungenartig ins Darmlumen vorspringen. Holznahrung läßt sich bei diesen Flagellaten beobachten. Frei im Darmlumen scheinen dieselben nicht oder nur spärlich vorzukommen. Dem Bau nach zu urteilen dürfte hier ein Seitenstück zu der Gattung *Oxymonas* der hawaischen Termiten vorliegen.

Die Zusammensetzung der Flagellatenfauna wechselt, abgesehen von den nie fehlenden Devescovinen und Calonymphen, von Individuum zu Individuum innerhalb gewisser Grenzen. So treten gelegentlich in

großer Menge kleine (im Maximum 0,020 mm messende) schlanke, einkernige Formen auf, deren Plasma von Bacterien reich erfüllt erscheint. Näheres darüber kann ich nicht mitteilen, weil die Präparate nicht mit Rücksicht auf diese Formen angefertigt worden sind. Auch *Foaina*-ähnliche Formen scheinen vorzukommen.

B. Allgemeiner Teil.

1. Parasitologische Bemerkungen.

Es muß zunächst das massenhafte Vorkommen der Flagellaten im Enddarm sowohl hawaischer wie chilenischer Termiten nochmals betont werden; der Enddarminhalt besteht tatsächlich neben fein zerriebenen Holzfragmenten aus den Parasiten, beide bilden eine feine Suspension in einer transparenten Flüssigkeit; beim Eröffnen des Enddarms quillt der Inhalt als eine dickere rötlich-gelb gefärbte Flüssigkeit heraus. Die Zusammensetzung der Parasitenfauna mag hier nochmals wiederholt werden:

Calotermes castaneus Burm., Honolulu.

Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki.
Parajoenia grassii Janicki.
Stephanonympha silvestrii Janicki.
 a) Forma minor.
 b) Forma major.
Oxymonas granulosa Janicki.
Foaina gracilis Janicki.
 a) Forma major.
 b) Forma minor.
Kleinere Flagellaten.

Calotermes (Cryptotermes) grassii, Iquique (Chile).

Devescovina striata A. Foà.
Calonympha grassii A. Foà.
Nicht näher bestimmte Flagellaten.

Sowohl in den chilenischen wie in den hawaischen Termiten ist die Gattung *Devescovina* der bei weitem vorherrschende Parasit. Anscheinend wird die Rolle, welche die Gattung *Stephanonympha* bei der einen Art Termiten spielt, bei der andern durch die nahe verwandte Gattung *Calonympha* übernommen; die beiden vielkernigen Flagellaten sind in ähnlicher Art und Weise in den zwei Wirten vertreten, und zwar

recht zahlreich. *Parajoenia* tritt bei *C. castaneus* im allgemeinen wenig zahlreich auf und ist in ihrem Vorkommen von Individuum zu Individuum Schwankungen unterworfen. Die kleinere Gattung *Oxymonas* überwiegt numerisch in ihrer Verbreitung die Gattung *Parajoenia* recht beträchtlich. Als recht seltener Parasit, der mitunter sogar zu fehlen scheint, ist die Gattung *Foaina* zu bezeichnen.

Unter den kleinsten Flagellaten (*Trichomastix*-artige Formen) gibt es welche, die, wie es scheint, nur an Bacterien angepaßt sind, andre wiederum fressen Holzpartikelchen. Auf Holznahrung sind sämtliche der oben genannten Gattungen angewiesen; lediglich für *Foaina* möchte ich in dieser Hinsicht ein Fragezeichen beifügen. Es scheint, daß in der Art der Holzbearbeitung im Stoffwechsel bzw. vielleicht auch in der Wahl der Holzpartikelchen spezifische Unterschiede zwischen den einzelnen Gattungen bestehen. Am augenfälligsten gilt das für die Gattung *Oxymonas*, welche aus Holz regelmäßig runde Inhaltsgebilde des Plasmas von besondrer Art bereitet, ein Vorgang, der bei den übrigen Flagellaten nicht oder nicht als Regel angetroffen wird. Das Bestehen verschiedenartiger Ansprüche in bezug auf die Nahrung würde auch das Nebeneinandervorkommen mehrerer Gattungen erklärlich machen. Bacterien, frei im Enddarminhalt, habe ich niemals in größerer Anzahl angetroffen. Auf Schnitten durch den Enddarm lassen sich bei den chilenischen Termiten große stabförmige Bacterien, an der Darmwand sitzend, wo sie anscheinend ganze Rasen bilden, nachweisen. Die Bacterien, welche von kleineren Flagellatenarten oft in sehr großer Anzahl aufgenommen werden, dürften aus andern, vor dem Enddarm gelegenen Abschnitten des Darmes stammen.

Die Frage, inwiefern die bei den Termiten massenhaft vorkommenden Flagellaten als echte Parasiten aufzufassen sind, oder ob ihnen eine für den Wirt nutzbringende Funktion zufällt, ist noch nicht spruchreif. Auf die diesbezüglichen Auseinandersetzungen von Grassi sowie von Comes und Buscaglioni kann ich nur hinweisen, zu einem unzweideutigen Resultat haben dieselben nicht geführt. Von Interesse ist der von Grassi angestellte Versuch, wonach *Calotermes flavicollis*, in Blechdosen unter Darreichung von Holznahrung bei 35° C. gehalten, die großen Flagellaten (*Joenia* und *Mesojoenia*) verliert, dennoch aber monatelang am Leben bleibt und Holz zu verdauen imstande ist. Weitere Untersuchungen am lebenden Objekt sind nötig; mein beschränktes Material aus Hawai kam selbstverständlich für derartige Fragen nicht in Betracht. Immerhin betone ich, daß ich in sämtlichen mir zur Verfügung stehenden Individuen von *Calotermes castaneus* überreichliche

Infektion mit Flagellaten festgestellt habe und daß ich nicht dazu neige, die vielgestaltige Flagellatenfauna im Termitendarm als bloße Parasiten aufzufassen. In einem ähnlichen Sinne hatte sich BUGNION ausgesprochen: »il faut remarquer tout d'abord que ces Infusoires (= Trichonymphides) ne sont pas des parasites exerçant sur le développement du Termite un effet nuisible, mais qu'associés à ces insectes par une sorte de symbiose, ils jouent au contraire un rôle utile. L'infusoire, dont le corps est bourré de débus ligneux, effectue une première digestion du bois, avant d'être à son tour digéré et résorbé« (14 S. 217). Ob freilich dieser der Weg ist, auf welchem die Trichonymphiden sich nützlich erweisen, möchte ich — namentlich was den zweiten Teil der Voraussetzung anbetrifft — bezweifeln. Bezüglich der Abhängigkeit zwischen dem Vorhandensein der Flagellaten im Darm und Degeneration der Oocyten verweise ich außer auf das Werk von GRASSI und SANDIAS namentlich auf die neueren Untersuchungen von BRUNELLI.

Ein Vergleich der Parasitenfauna südeuropäischer Termiten mit dem mir vorliegenden exotischen Material ergibt das Resultat, daß keine einzige von den größeren Flagellatenformen von Hawai bzw. Chile in europäischen Termiten Vertretung findet, und umgekehrt fehlt der bekannte europäische *Calotermes*-Parasit *Joenia* in meinem Material. Somit liegen in beiden Fällen eigene Faunen vor (die ganz kleinen Flagellaten werden nicht in Betracht gezogen), was ja auch in Anbetracht der geographischen Lage nicht verwunderlich ist. Immerhin ist es nicht ohne Interesse, diesem Befund die Tatsache entgegenzustellen, daß südeuropäische und nordamerikanische *Termes*-Arten gemeinsame Parasiten beherbergen: *Trichonympha agilis* Leidy und *Dinenympha gracilis* Leidy.

Die Gattung *Captotermes* in Manguinhos (Brasilien) ist durch eine eigene parasitische Fauna ausgezeichnet, und zwar soll dieselbe nach HARTMANN durch eine einzige Art, *Trichonympha hertwigi* in verschiedenen Zuständen (Jugendformen, männliche und weibliche Formen) vertreten sein; nach der Auffassung von GRASSI freilich, der ich mich hier anschließe, besteht die Parasitenfauna auch in diesem Fall aus drei Gattungen: *Pseudotrichonympha* Grassi, *Holomastigotoides* Grassi und *Spirotrichonympha* Grassi. Die Gattung *Spirotrichonympha* kommt bemerkenswerter Weise sowohl dem brasilianischen *Captotermes* wie dem südeuropäischen *Termes lucifugus* zu.

Entsprechend dem früher Gesagten dürfte einer jeden Gattung in der Flagellatenfauna des Termitendarmes ein besonderer Ernährungs-

modus zukommen, der möglicherweise auch für die Verdauungsarbeit des Wirtes jeweilen als ein Glied im Gesamtprozeß von Bedeutung wäre. Demnach kann die Frage aufgeworfen werden, ob beim Vergleich der Faunen weitentlegener geographischer Standorte eine gewisse physiologische Korrespondenz in Rücksicht auf die einzelnen Gattungen sich feststellen ließe.

Was die chilenischen und hawaischen Termiten anbetrifft, so scheinen solche Beziehungen bis zu einem gewissen Grade evident zu sein, wie das übrigens schon aus dem oben Gestreiften resultiert. Die Gattung *Devescovina* ist in beiden Fällen die vorherrschende Form und es kommt ihr sicher in beiden Fällen die gleiche Art der Ernährung zu. Klar dürfte ferner die Parallele zwischen *Stephanonympha* und *Calonympha* sein, welche zwei Gruppen annähernd im gleichen Zahlenverhältnis auftreten. Nicht völlig gesichert bleibt die Korrespondenz zwischen den *Oxymonas*-Arten, welche das eine Mal ganz oder vorwiegend frei im Darmlumen, das andere Mal, wie es scheint, fast ausschließlich an der Darmwand festsitzend beobachtet werden. Weit schwieriger gestaltet sich der Versuch, derartige Korrespondenzverhältnisse aufzudecken, beim Vergleich mit der wenig verwandten Parasitenfauna südeuropäischer Termiten; namentlich möchte ich betonen, daß systematisch nahestehende Formen nicht die gleiche numerische Verbreitung aufweisen und somit auch wohl nicht die gleiche Beteiligung am Gesamtprozeß der Holzbearbeitung haben können: die Gattung *Joenia* ist massenhaft vertreten im Enddarm von *Calotermes* in Südeuropa, die verwandte, allerdings viel kleinere *Parajoenia* bei hawaischen Termiten gehört zu seltenen Parasiten. Daß anderseits zwischen weniger verwandten Formen wie *Oxymonas* (Chile) und *Microrhopalodina* (Südeuropa) eine gewisse physiologische Korrespondenz vermutet wird, mag hier wiederholt werden. So wird die hier aufgeworfene Frage immer schwieriger zu beantworten, dürfte aber bei weiterer Bereicherung unsrer Kenntnisse über den Parasitenbestand von Termiten, namentlich in aneinandergrenzenden Distrikten, einer genaueren Analyse nicht unzugänglich sein.

2. Zur Systematik der Termitenparasiten und verwandter Formen.

Die Parasitenfauna im Enddarm hawaischer und chilenischer Termiten (*Calotermes* bzw. *Cryptotermes*) setzt sich in systematischer Hinsicht aus heterogenen Elementen zusammen, die aber unter dem Einfluß gleicher Lebens- und namentlich Ernährungsweise weitgehende Convergenzerscheinungen aufweisen. Von den stets vorhandenen win-

zigen *Trichomastix*-artigen Formen will ich hier absehen und nehme mir vor, die vorstehend beschriebenen Flagellaten in bezug auf ihre systematische Stellung zu untersuchen, wobei ich mit den niedrigeren Formen beginne.

Der Gattung *Oxymonas* kann leider zur Zeit nicht mit voller Bestimmtheit ihr systematischer Platz zugewiesen werden. Der Besitz eines typisch ausgebildeten, wenn auch mit dem Kern nicht in nähere Beziehung tretenden Achsenstabes stellt diesen Flagellat in die Nähe der *Tetramitidae*; die geringe Anzahl von Geißeln (2 ?) scheint aber auf niedrigere Verwandtschaft hinzuweisen. Es dürfte hier vielleicht eine Übergangsform zwischen den Protomonadinen und Polymastiginen vorliegen. Mit der Gattung *Costia* sind abgesehen von einiger Übereinstimmung im Aussehen und Lebensweise kaum Berührungspunkte zu finden. Eine gewisse Ähnlichkeit im Bau des Kernes während des Ruhezustandes mit *Chilomonas paramaecium*, während der Teilung — mit manchen Euglenoideen s. str. vermag das wichtige Merkmal vom Besitz eines Achsenstabes nicht aufzuwiegen. Daß trotz mancher abweichenden Züge Beziehungen zu *Microrhopalodina enflata* Grassi aus *Calotermes flavicollis* (Südeuropa) im Auge zu behalten sind, ist schon früher erwähnt worden.

Die Gattungen *Devescovina* und *Foaina* sind zusammen zu behandeln, weil sie untereinander auf Grund der übereinstimmenden Begeißelung nahe verwandt sind und die Unterschiede lediglich durch Merkmale von geringerer Wichtigkeit bedingt werden: so die Beschaffenheit der Körperpellicula, die Lage des Blepharoblasten, die Struktur des Kernes und Ausbildung des Parabasalapparates. Beide Gattungen sind entschieden in die Familie *Tetramitidae* Bütschli, und zwar im Anschluß an *Trichomonas* und *Trichomastix* einzureihen. Der Besitz dreier nach vorn gerichteten Geißeln und einer Schleppgeißel rechtfertigt vollauf diese systematische Einordnung, während die scheinbar bestehenden Eigentümlichkeiten der beiden Gattungen aus den Termiten bei näherer Analyse meiner Ansicht nach ihren besonderen Charakter verlieren. Das gilt namentlich vom Parabasalapparat, der bei *Devescovina* z. B., speziell bei den sogenannten »breiteren« Formen, zunächst als ein durchaus eigenes Gebilde imponiert. Nun hatte aber zuerst Alexeieff, sodann ich selbst (ohne Kenntnis der A.schen Mitteilung) bei *Trichomonas batrachorum* Perty (= *Tr. augusta* Alex.) aus *Bufo* einen einfachen aber deutlichen, schlauchförmig ausgebildeten Parabasalapparat nachgewiesen. Es wäre hier wohl auch *Protrichomonas legeri* nach Alexeieff zu nennen. Aus der allerneuesten Zeit

liegen ähnliche Angaben von Kuczynski für *Trichomonas caviae* Dav. vor. Durch diese Befunde, die sich freilich nicht auf alle zur Zeit bekannten *Trichomonas*-Arten beziehen, verliert der augenfällige Apparat von *Devescovina* seine Sonderstellung: er ist lediglich in viel höherem Grade entwickelt und besonders gestaltet gegenüber dem gleichen Organell der Trichomonaden. Wenn aber etwa der Einwand erhoben werden sollte, daß die Verwandtschaft der bei Wirbeltieren parasitierenden Trichomonadinen mit Parasiten der Termiten unwahrscheinlich sei, so verweise ich auf ein kleines Flagellat aus den südeuropäischen Termiten (*Calotermes*), das mit vier (?) nach vorn gerichteten Geißeln und einer dickeren nach hinten gerichteten Schleppgeißel ausgestattet ist und das in bezug auf den Bau des Parabasalapparats (zuerst von Grassi beobachtet) an den eben besprochenen Fall von *Trichomonas* direkt sich anschließt[1]. Diese Form, welche durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Grassi mir aus eigener Anschauung bekannt ist, bildet nach meiner Überzeugung den Übergang zwischen echten Trichomonaden und den hoch spezialisierten Formen wie *Devescovina* und *Foaina*. Überflüssig dürfte es sein zu erwähnen, daß die Striatur der Pellicula von *Devescovina* keinerlei Verwandtschaft mit Lophomonadiden (speziell mit Rücksicht auf *L. striata*) bedeutet. Eine derartige, meiner Ansicht nach verfehlte Schlußfolgerung hatte neuerdings Mackinnon — wenn auch mit einiger Reserve — in bezug auf *Polymastix* spec. aus *Tipula*-Larven ausgesprochen; dieser Autor vermutet eine Verwandtschaft zwischen Polymastigiden und Trichonymphiden, indem er sich auf die Ähnlichkeit in der Ausbildung der Pellicula bei *Polymastix* und *Lophomonas striata* stützt.

Wenn somit die Verwandtschaft von *Devescovina* und *Foaina* mit Trichomonaden, speziell mit der Gattung *Trichomastix*, hier in den Vordergrund gestellt wird, so bedarf es wohl anderseits kaum eines Hinweises, um die Selbständigkeit beider Gattungen gegenüber *Trichomastix* zu betonen. Daß es sich um eigene Gattungen handelt, erhellt: 1. aus der Beschaffenheit des Blepharoblasten, 2. aus der Entwicklung des Parabasalapparats, 3. aus der Beschaffenheit und namentlich der Art der Verankerung der Schleppgeißel. Dieses letztere Merkmal muß aus einem ganz andern Grunde besonders im Auge behalten werden. Es ist auffallend, wie die Schleppgeißel mit der Schleppgeißelscheide bei *Devescovina* und *Foaina* — namentlich aber bei der erstgenannten

[1] Von ganz kleinen *Trichomastix*-artigen, in meinem Material enthaltenen Formen, welche wegen ihrer Kleinheit und Überfüllung mit Bakterien sehr schwer zu studieren sind, sehe ich hier, wie schon gesagt, ganz ab.

Gattung, wo die Verhältnisse sich leichter studieren lassen — vollkommene Übereinstimmung zeigt mit den entsprechenden Organellen von *Parajoenia*. Und doch gehört ja *Parajoenia* systematisch an eine ganz andre Stelle als *Devescovina*, nämlich unzweifelhaft zu den Hypermastiginen (= Trichonymphiden der früheren Bezeichnungsweise). Ich betrachte diese Übereinstimmung als Convergenzerscheinung, bedingt durch das eigenartige Medium, in welchem sich die Flagellaten bewegen; selbstverständlich bleiben uns die Einzelheiten einer solchen konvergenten Entwicklung dunkel. Immerhin scheint mir diese Annahme näher liegend, als etwa die Voraussetzung einer Übertragung des Charakters der einen Gattung auf die andre auf dem Wege der Kreuzung, was uns in ein noch völlig unbekanntes Gebiet führen würde.

Alles in allem betrachte ich für sicher, daß *Devescovina* und *Foaina* in die Familie der Tetramitidae einzuordnen sind. Die Stellung, welche der Gattung *Devescovina* in Dofleins Protozoenwerk zugewiesen wird — unter den Trichonymphiden im Anschluß an *Joenia* — halte ich entschieden wohl nur provisorischen Charakters, wie das auch aus Dofleins Schilderung unzweideutig zu entnehmen ist. Mit viel mehr Bestimmtheit tritt Poche für die Trichonymphidennatur von *Devescovina* ein (68, S. 153). Von dem durch Doflein und Poche eingenommenen Gesichtspunkt aus läge die Notwendigkeit vor, die Gattung *Devescovina* unter den Trichonymphiden in eine eigene Familie zuzuweisen, was auch von Doflein (nom. nud.) und Poche[1] geschehen ist. Auch Hartmann weist *Devescovina* ihre systematische Stellung unter *Hypermastigina* an, betont allerdings gleichzeitig die nahen Beziehungen zu Trichomonaden (43). Mit der Ausschaltung der in Rede stehenden Gattung von den Trichonymphiden und ihrer Anreihung an *Trichomastix*-ähnliche Formen, kommt meiner Ansicht nach das Bedürfnis nach einer besonderen Familie — und das gleiche gilt für die Gattung *Foaina* — in Wegfall.

Die Gattungen *Calonympha* und *Stephanonympha*, welche in den chilenischen bzw. hawaischen Termiten einander gewissermaßen vertreten, bilden eine eigene Familie der Calonymphidae Grassi. Die Eigenart dieser Gattungen besteht in einer mehrfachen Wiederholung einer Organellengruppe, die ich bei *Calonympha* Karyomastigont ge-

[1] Poche definiert die Familie Devescovinidae f. nov. wie folgt: »Trichonymphiden, die wenige nach vorn gerichtete Geißeln, die von einem Blepharoblasten entspringen, und eine nicht von diesem ausgehende dicke Schleppgeißel, 1 Kern und 1 Parabasalkörper, aber keine undulierenden Membranen besitzen« (68, S. 153).

nannt habe (Kern mit plasmatischen Differenzierungen + Blepharoblast + Geißeln + Achsenfaden + Parabasalapparat). Das multiple Vorkommen dieser Organellengruppe ist an sich nicht ohne Vermittlung; ich erinnere an die mehrkernigen von mir beobachteten Exemplare von *Lophomonas blattarum*, ferner — wenn auch weniger im einzelnen übereinstimmend — an multiple Teilungsstadien bei Trypanosomen. Wenn somit auf der einen Seite die Erscheinung der multiplen Karyomastigonten als dauernder vegetativer Zustand der Flagellatenzelle den Calonymphiden ihre Sonderstellung als Familie zusichert, so kann auf der andern Seite zur Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse nicht diese Erscheinung selbst, sondern nur der Charakter der einzelnen Karyomastigonten vergleichend ins Auge gefaßt werden. Und da ergibt es sich unter Berücksichtigung der Tatsache, daß jeder Blepharoblast mit vier (allerdings schwer einzeln nachweisbaren) Geißeln in Verbindung steht, die Einreihung der Familie in die Ordnung der *Polymastigina*, wie das Grassi zum Teil auf Grund meiner Untersuchungen hervorgehoben hatte. Des weiteren dürfte die nähere Beschaffenheit der Flagellengruppe — das eine Flagellum ist stärker entwickelt als die drei andern — auf Beziehungen zu *Trichomastix*-artigen Formen hinweisen. In Übereinstimmung mit Grassi betrachte ich die Calonymphiden als einen selbständigen und terminalen Zweig, der aus den Tetramitiden entspringt; die Charakterzüge der *Polymastigina* als Ordnung wurden hingegen, meiner Meinung nach, nicht überschritten[1].

Demnach kann die von Hartmann behauptete, offenbar in erster Linie auf Grund des äußeren Merkmals der sehr zahlreichen Geißeln deduzierte Verwandtschaft zwischen *Calonympha* und *Trichonympha agilis* nicht aufrecht erhalten werden. Abgesehen eben von dem Reichtum der Geißeln, kann von einer weitgehenden morphologischen Übereinstimmung, welche Hartmann hervorhebt, nicht gesprochen werden. Die individuelle Einheit, welche durch den Kern und den von dem Vorderkörper entspringenden Flagellenmantel bei *Trichonympha* repräsentiert wird, ist mit einem Karyomastigonten bei *Calonympha* und nicht mit der Gesamtsumme derselben, wie das Hartmann tut, zu homologisieren. Daß diese Art der Homologisierung und nicht die Hartmannsche zu Recht besteht, ergibt sich aus ihrem engen Anschluß an Tatsachen. Eine Multiplikation der Kerne und der zugehörigen Geißeln unter Bildung mehrerer der mütterlichen Einheit gleichwertiger Einheiten, die im ungeteilt bleibenden Plasma eingeschlossen sind, ist mir

[1] Vgl. dem gegenüber Doflein, 26 S. 537 und Poche, 68 S. 153.

bei Mastigophoren bekannt (vgl. *Lophomonas blattarum*). Eine Zergliederung des Kernes hingegen und des Geißelapparats in Einheiten niederer Ordnung ist mit Sicherheit nirgends konstatiert. Die HARTMANNsche Unterscheidung des angeblich polyenergiden Kernes von *Trichonympha* gegenüber den monoenergiden Kernen von *Calonympha* entbehrt einer genügenden Grundlage, wie ich in Übereinstimmung mit GRASSI hervorhebe. Den Beweis dafür, daß die chromatischen Kugeln im Ruhekern von *Trichonympha agilis* »Caryosome« sind und die polyenergide Natur des Kernes bedingen, ist HARTMANN einstweilen noch schuldig geblieben. Die monoenergide Natur der Kerne von *Calonympha* wäre nur in dem Fall begründet, wenn sich der Nachweis simultaner Entstehung aller Kerne aus einem Mutterkern (Polycaryon) erbringen ließe; dies ist aber zur Zeit nicht der Fall, succedane Zweiteilung allein ist beobachtet worden, und so kommt die größte Wahrscheinlichkeit derjenigen Deutung zu, welche sich am engsten an die bekannten Tatsachen anschließt.

Daß ich die HARTMANNsche Lehre von den polyenergiden Kernen nicht als solche anfechte, ergibt sich übrigens schon aus dem eben gemachten Zugeständnis; wo sie den Tatsachen entspricht, kommt ihr selbstverständlich uneingeschränkte Geltung zu.

Aus dem Vorstehenden leuchtet es zur Genüge ein, daß *Calonympha* und *Stephanonympha* eine eigene Polymastigidenfamilie bilden, was zuerst von GRASSI erkannt worden ist. Der Unterschied zwischen *Calonympha* und *Stephanonympha* besteht in erster Linie im Besitz besonderer Differenzierungen bei der erstgenannten Gattung, die ich als Akaryomastigonten bezeichnet habe. Diese Komplikation im Bau von *Calonympha* ist schon im speziellen Teil besprochen worden; bei einer Erörterung über die systematische Stellung von *Calonympha* kann dieselbe unberücksichtigt bleiben.

In die Familie der Calonymphidae hatte GRASSI auch *Microrhopalodina enflata* eingereiht. Ich habe schon früher hervorgehoben, daß möglicherweise Beziehungen zwischen *Oxymonas* und *Microrhopalodina* bestehen, sodaß ich die Stellung von *Microrhopalodina* unter den Calonymphiden als nicht vollkommen sicher betrachte. Ausführlichere Bearbeitung dieser in Rede stehenden Gattung ist noch abzuwarten und damit auch die Entscheidung über ihre systematische Stellung. Die Familie würde ich wie folgt charakterisieren: »Polymastiginen mit vielen Kernen, Blepharoblasten, Achsenfäden, Parabasalapparaten; aus einem jeden Blepharoblasten entspringen etwa vier Geißeln. Die Gesamtheit der Achsenfäden tritt central zu einem Bündel zusammen,

welches die vordere, die übrigen Organellen enthaltende Körperpartie stützt«. Diese Familiendiagnose ist mit spezieller Rücksicht auf die zwei typischen Gattungen abgefaßt. GRASSI hatte die Familie folgendermaßen beschrieben: »Molti nuclei, molti fili assili, molti blepharoblasti, molti collari. A ciascun filo assile spetta un ciuffetto di flagelli. Periodo di vita libera piu o meno lungo« (37, S. 730).

Die Gattung *Parajoenia* bekundet durch den Besitz überaus zahlreicher Geißeln in Gegenwart eines einzigen Kernes ihre Zugehörigkeit zu der Ordnung *Hypermastigina* Grassi (früher Trichonymphidae Leidy). Neuerdings hatte GRASSI die Gattungen, die hier in Betracht kommen, zusammengestellt, und seine Liste umfaßt zehn Gattungen: *Eulophomonas*, *Lophomonas*, *Mesojoenia*, *Joenia*, *Microjoenia*, *Trichonympha*, *Pseudotrichonympha*, *Spirotrichonympha*, *Holomastigotoides*, *Holomastigotes*. Die Liste ist zu vervollständigen durch *Leidyonella* Frenzel und *Gymnonympha* Dobell; eine erneute Untersuchung dieser beiden Gattungen ist erwünscht.

Sämtliche Gattungen dieser Ordnung hatte GRASSI provisorisch in einer einzigen Familie Lophomonadidae vereinigt. Die Notwendigkeit einer Gruppierung der einzelnen Gattungen zu geschlossenen Verbänden hatte GRASSI eingesehen, doch hatte er vorläufig in Anbetracht der Schwierigkeit, welche manche Übergangsgattungen (*Microjoenia*, *Pseudotrichonympha*) einer Einteilung der Ordnung in Familien entgegenstellen, von einem solchen Schritt Abstand genommen. Es scheint mir nunmehr an der Zeit, die Einteilung der Ordnung vorzunehmen, und ich schlage vor, im Anschluß an Andeutungen, die bereits GRASSI in dieser Richtung gemacht hatte — allerdings mit einiger Modifikation — vier Familien der Hypermastiginen zu unterscheiden[1]. Indem wir die niederen Flagellaten im Anschluß an KLEBS und DOFLEIN in die Ordnungen der *Protomonadina* und *Polymastigina* zusammenfassen, registrieren wir die nun in Betracht kommenden Formen als

III. Ordnung. *Hypermastigina* Grassi.

1. Familie: Lophomonadidae s. str.

Eulophomonas Grassi.

Lophomonas Bütschli.

---

[1] HARTMANN unterscheidet neuerdings drei Familien der Hypermastiginen: »1. Lophomonadidae, einfachere, monoenergide Formen, 2. Calonymphidae, vielkernige Formen, 3. Trichonymphidae, Formen mit mehr oder minder totaler Bewimperung und polyenergiden Kernen« (43, S. 1210).

2. Familie: Joeniidae.
Mesojoenia Grassi.
Joenia Grassi.
Parajoenia Janicki.
Microjoenia Grassi.

3. Familie: Trichonymphidae s. str.
Trichonympha Leidy.
Leidyonella Frenzel.
Gymnonympha Dobell.

4. Familie: Holomastigotidae.
Pseudotrichonympha Grassi.
Spirotrichonympha Grassi.
Holomastigotoides Grassi.
Holomastigotes Grassi.

Die vier Familien charakterisiere ich wie folgt:

Lophomonadidae. Kleinere Formen mit wenig zahlreichen oder sehr zahlreichen Geißeln, deren Insertionsstellen einen (gelegentlich durchbrochenen) Kreis am Vorderende bilden. Achsenstab vorhanden.

Joeniidae. Vorwiegend größere bis sehr große Formen, deren sehr zahlreiche Geißeln auf einer Fläche des vorderen Körperendes verteilt sind. Achsenstab vorhanden.

Trichonymphidae. Sehr große Formen, deren zumeist überaus lange und sehr zahlreiche Geißeln am vorderen Körperende inserieren; die Zona flagellifera kann sich über mehr als ein Drittel des Körpers ausdehnen. Das vordere Körperende mit einer knopfartigen oder tubulösen Differenzierung (»Kopforgan«) ausgestattet. Achsenstab fehlt.

Holomastigotidae. Große bis sehr große Formen, über deren ganzen Körper sich die Flagellen erstrecken; diese sind entweder sehr dicht beisammenstehend oder längs von Spirallinien angeordnet. Kopforgan vorhanden (oder fehlend?), Achsenstabstrukturen (»bastoncelli«, Grassi) vorhanden oder fehlend.

Was die uns hier interessierende Gattung *Parajoenia* des näheren anbetrifft, so steht ihre nahe Verwandtschaft mit *Joenia* außer Zweifel. Gemeinsam haben die beiden Gattungen außer der Körpergestalt, die flächenhaft am Scheitel angebrachten, aber doch gewissen Zügen folgenden langen und sehr zahlreichen Geißeln, ferner die allgemeine Struktur des Achsenstabes und dessen enge Beziehungen zum Kern, der Besitz von cilien- bzw. borstenartigen Gebilden in größerer oder

geringerer Ausdehnung an der hinteren Körperpartie, Entwicklung von Lacunen im Zusammenhang mit lamellären Strukturen in der Umgebung des Kernes usw. Unterschiede zwischen den beiden Gattungen sind gegeben in der Beschaffenheit des Kernes, in der Lage und Größe des Blepharoblasten, in der Ausbildung des Parabasalapparats, sowie im speziellen Verhalten des hinteren Achsenstabendes und schließlich im Besitz einer Schleppgeißel bei *Parajoenia*. In bezug auf dieses letztgenannte Merkmal nimmt *Parajoenia* überhaupt eine Ausnahmestellung unter den bis jetzt bekannten Formen der *Hypermastigina* ein. Vielleicht läßt sich in dieser Beziehung eine gewisse Anknüpfung an *Joenia* darin erblicken, daß von den überaus zahlreichen Geißeln dieser Gattung ein Teil — nach GRASSI — konstant nach hinten gerichtet ist und vielleicht als Steuerapparat zu funktionieren hat (»sembra funzionare da timone«), während der nach vorn gerichtete Flagellenschopf, der aus etwas kürzeren Geißeln besteht, die eigentlichen Ruderschläge auszuführen hätte. Bei *Parajoenia* habe ich nichts von einer solchen Scheidung der Geißeln in zwei sich verschieden verhaltende Gruppen beobachtet, und so wäre es nicht unmöglich, daß die Schleppgeißel die bei *Joenia* nach hinten gerichteten Geißeln vertritt. Auf die auffallende Ähnlichkeit in der Anordnung der Schleppgeißel mit ihrer Scheide bei *Parajoenia* und *Devescovina* bzw. *Foaina* habe ich bereits hingewiesen und konvergente Entwicklung in erster Linie ins Auge gefaßt.

Innerhalb der Ordnung der *Hypermastigina* finden wir eine fast kontinuierliche Reihe von relativ einfach organisierten Formen wie *Eulophomonas* Grassi bis zu hochkomplizierten, total bewimperten Gattungen. Mit Recht bemerkt GRASSI, daß *Eulophomonas* — bei welcher Gattung die Geißelzahl von 5 bis über 15 variieren kann — ein Verbindungsglied darstellt zwischen *Hypermastigina* und *Tetramitidae*. Über die Gattung *Lophomonas* steigert sich die Komplikation, um in *Joenia* und *Parajoenia* den Höhepunkt der einen Entwicklungsrichtung der *Hypermastigina* zu erreichen, ohne die Flagellatennatur zu verlieren. *Microjoenia* bildet den Übergang zu *Trichonympha*, wie das GRASSI schon im Jahre 1894 hervorgehoben hatte. Wie bei *Trichonympha* ist hier das äußerste Vorderende des Körpers frei von Flagellen; diese entspringen in dichten sublongitudinalen Serien, welche der Geißelinsertionen tragenden Striatur von *Trichonympha* entsprechen. Durch diese charakteristische Gattung, der sich noch *Leidyonella* und *Gymnonympha* anschließen, ist wiederum ein selbständiger Zweig in der Stammesgeschichte der *Hypermastigina* gekennzeichnet. Sind in diesen

Formen die wogenden, außerordentlich zahlreichen Geißeln auf das Vorderende, in größerer oder geringerer Ausdehnung beschränkt, so tritt bei den Holomastigotiden die Ausbreitung der Geißeln über die ganze Körperoberfläche als Neuerwerb auf, wobei die Geißeln, sei es außerordentlich dicht beisammen, in kaum kenntlichen Reihen angeordnet erscheinen, sei es spiraligen Insertionslinien folgen. Der Zusammenhang mit *Trichonympha* wird in erster Linie durch das in beiden Fällen vorhandene (ob sekundär gelegentlich rückgebildete?) eigentümliche Kopforgan bewerkstelligt.

Die hier skizzierte, namentlich auf Grassis Untersuchungen sich stützende und von ihm zuerst vertretene Auffassung der Trichonymphiden s. lat. (= *Hypermastigina*) als hoch entwickelter Flagellaten, ist bekanntlich nicht ohne Widerspruch geblieben. Hartmann hatte im Jahre 1910 den Versuch unternommen, die nahe Verwandtschaft dieser kompliziert gebauten Formen mit Flagellaten zu leugnen und ist mit dem Vorschlag aufgetreten, die Trichonymphiden als eine besondere Klasse dem System der Protozoen einzureihen. Die Beobachtungen Hartmanns beziehen sich auf Parasiten im Enddarm von *Captotermes hartmanni* in Manguinhos, in welchen Hartmann fälschlicherweise die Gattung *Trichonympha* Leidy zu erkennen glaubte. In dem Bewußtsein, die vermeintlich fehlerhafte Darstellung früherer Autoren, namentlich wohl Grassis, auf einen Schlag korrigieren zu können, schrieb Hartmann in der Einleitung zu seiner Arbeit: »Es zeigte sich jedoch gleich, daß es sich um total bewimperte Formen handelt, die mit den Mastigophoren, deren sämtliche Gruppen ich aus eigener Anschauung genau cytologisch kannte, nichts zu tun haben« (40, S. 351).

Neuerdings hatte Hartmann seinen Standpunkt insofern modifiziert, als er zugibt, daß die einfachen Formen unter den Trichonymphiden wie *Lophomonas*[1], sich ganz an Flagellaten anschließen; »deshalb erscheint die früher schon von Grassi vertretene Flagellatennatur der Trichonymphiden wenigstens für die meisten Formen gerechtfertigt«. »Ob allerdings auch die total bewimperten Gattungen (*Trichonympha* usw.)[2] hierher gehören, ist gegenwärtig noch nicht zu entscheiden« (43, S. 1209).

Wenn auch die höheren Hypermastiginen infolge der Komplikation ihres Baues eine gewisse Sonderstellung einnehmen, so sind doch die

[1] Hartmann nennt in diesem Zusammenhang auch *Calonympha,* was nach dem oben Mitgeteilten nicht zutreffend sein dürfte.

[2] Die Bezeichnung von *Trichonympha* als »total bewimpert« ist falsch.

Gründe, welche HARTMANN ins Feld führte, um die Eigenart der Trichonymphiden zu dokumentieren und welche zum Teil heute noch nicht widerrufen geblieben sind, zum Teil von neuem, wenn auch in einem andern Sinne, verwertet werden, nicht ohne weiteres annehmbar und müssen einer kurzen Betrachtung unterzogen werden. »Der Achsenstab der Trichomonaden ist eine einfache Centrodesmose, sei es nun, daß die Ansicht von PROWAZEK zutrifft, wonach er eine Centrodesmose des Karyosomes darstellt, oder die von DOBELL, wonach es sich um eine Centrodesmose des Basalkornes handelt. Der sogenannte Achsenstab der Trichonympiden dagegen ist eine viel kompliziertere Bildung, nämlich die Summe der Centrodesmosen eines polyenergiden Kernes bzw. einer Masse von Basalkörnern« (*Trichonympha agilis*, 40, S. 382). Die Gattung *Trichonympha* weist nun keinen evidenten Achsenstab auf, wenigstens keinen, dessen Genese bekannt wäre; schon aus diesem Grunde sind die HARTMANNschen Ausführungen unklar. Anschließend an das Obige beruft sich dieser Autor auf die Gattung *Calonympha*, deren viele Achsenstäbe (Achsenfäden) den Übergang gewissermaßen bilden sollten zu dem komplizierten Stützorgan von *Joenia* und *Trichonympha*. Daß die Kennzeichnung von *Calonympha* als mit vielen monoenergiden Kernen ausgestattet, gegenüber dem einzigen angeblich polyenergiden Kern von *Trichonympha* von mir nicht als stichhaltig erachtet wird, habe ich schon oben betont. Ich vermute, HARTMANN hatte sich täuschen lassen durch den verschiedenen Grad in der Ausbildung des Achsenstabes, welcher Grad aber meiner Ansicht nach mit mono- bzw. polyenergider Natur des Kerns nichts zu tun hat. »Der Achsenstab von *Trichomastix* ist eine einfache Fibrille . .«, so schreibt HARTMANN an einer andern Stelle seiner Arbeit (40, S. 376); das gilt aber keineswegs durchgreifend für alle *Trichomastix*-Arten; *Tr. batrachorum* z. B. zeigt keinen einfach fibrillären Achsenstab, vielmehr ist derselbe recht voluminös und für derartige Schwankungen lassen sich auch innerhalb der Gattung *Trichomonas* Beispiele anführen; gerade die neueste Arbeit von KUCZYNSKI bringt für beide Gattungen Belege in dieser Richtung (54, S. 126, Textfig. *A*). Es dürfte hier ausschlaggebend sein, ob die persistierende und in die Länge wachsende Centralspindel allein zum Achsialgebilde wird — das gilt meiner Ansicht nach für *Calonympha*, wo die Achsenfäden tatsächlich rein fibrillär bleiben — oder ob im Umkreis einer derartigen Fibrille, die nur als Grundlage dient, das Plasma sich scheidenartig differenziert und einen voluminösen Achsenstab liefert. Von einer näheren Beschaffenheit des Kernes sind diese Vorgänge schon deshalb unabhängig, weil sie, wie gesagt, innerhalb ein und derselben Gattung

angetroffen werden. Immerhin wäre eine speziellere Untersuchung dieser Frage von dem hier gekennzeichneten Gesichtspunkt aus wünschenswert. In bezug auf *Joenia* verliert die obige Ausführung gegen HARTMANN insofern an Bedeutung, als diese Gattung neuerdings von HARTMANN zu den »monoenergiden« Lophomonadiden gerechnet wird.

Was nun die polyenergide Natur des Kernes selbst anbetrifft, so behält HARTMANN dieses Charakteristikum für die Trichonymphiden im engeren Sinne bei (*Trichonympha, Holomastigotoides*). Als Stütze dienen diesem Autor offenbar in erster Linie seine eigenen Untersuchungen an Parasiten von *Captotermes hartmanni*, welche er »mit großer Wahrscheinlichkeit« als Jugendformen, männliche resp. weibliche Individuen einer einzigen Species, *Trichonympha hertwigi*, ansprechen zu müssen glaubte, welche aber nach GRASSI Vertreter drei verschiedener Gattungen sind: *Spirotrichonympha* (= Jugendformen), *Pseudotrichonympha* (= Männchen) und *Holomastigotoides* (= Weibchen). Das Entscheidende an den Beobachtungen HARTMANNS wäre die Entstehung von Gametenkernen aus dem Kern des Mutterflagellats, ein Vorgang, der nach HARTMANN sowohl bei den supponierten männlichen wie weiblichen Formen sich beobachten ließ. Die diesbezügliche Darstellung HARTMANNS betrachte ich als nicht einwandfrei. Im Ausstrichpräparat, namentlich beim massenhaften Vorkommen von Flagellaten, treten nach meinen Erfahrungen vielfach Bilder auf, welche die größte Vorsicht in der Interpretation erheischen; manche Exemplare von Parasiten sind dann direkt unbrauchbar, und ein solches scheint mir u. a. in Fig. 32, Taf. XIX bei HARTMANN abgebildet zu sein, von dem es freilich heißt, daß es »einer der klarsten Fälle« der Anfänge der Gametenbildung darstellt. Was die anscheinend kernartigen Gebilde im Plasma der »männlichen« Form sind (Fig. 33—38, Taf. XIX), lasse ich dahingestellt; erwähnen möchte ich aber, daß ein Auffressen der ganz kleinen Flagellatenformen durch größere von mir im Termitendarm gelegentlich beobachtet worden ist, wobei die Kerne der aufgefressenen Flagellaten deutlich sichtbar werden. Den Fig. 57 und 58, Taf. XXX, welche als »Abschnürung der Schwärmer (Gameten) von der Oberfläche« von HARTMANN bezeichnet werden, wäre ich geneigt, eine andre Deutung zu geben. Ich glaube, daß es sich um winzige Flagellaten, wie sie im Termitendarm immer vorkommen, handelt, welche nicht in den Entwicklungscyclus von »*Trichonympha*« gehören und einfach um einen Ballen von Holzpartikelchen und Detritus angesammelt sind. Derartige Bilder sind mir aus *Calotermes castaneus* (Honolulu) bekannt.

Von dem vermeintlichen Muttertier, von dem »eine ganze Anzahl von kugelförmigen Knospen an der Zelloberfläche sich abschnüren« bleibt ein »Restkörper« zurück; dieser »enthält nur Spuren von Plasma und besteht fast ausschließlich aus Holzstückchen, die den Inhalt des Entoplasmas erfüllt hatten« (S. 378). Zu dieser Darstellung stimmt die ausgesprochene Vermutung recht gut. Die angebliche Zusammensetzung des Kerns der »männlichen« Form aus Tochterkaryosomen (Sekundärkernen) [Fig. 23, Taf. XXVIII], sowie die Entstehung der Tochterkaryosome durch fortgesetzte Zweiteilung innerhalb des polyenergiden Kernes der »weiblichen« Form, von welch letzterem Vorgang »nur ein einziges Stadium« vorliegt, bedürfen weiterer Belege, bevor sie in Schlußfolgerungen von allgemeinem Charakter Verwendung finden können.

Ebensowenig erwiesen ist die »polyenergide« Natur des Kernes von *Trichonympha agilis* und es darf somit dieses Merkmal bis auf weitere Untersuchungen klassifikatorisch nicht verwendet werden.

3. Über den Parabasalapparat.

Als Parabasalapparat habe ich vor zwei Jahren ein zuerst von Grassi bei *Joenia annectens* (38, S. 47, Fig. 7, 8, 9, Taf. V) unter dem Namen Collare beschriebenes Organell bezeichnet, welches nach seitherigen Untersuchungen von Grassi, A. Foà sowie den meinigen bei parasitischen Flagellaten weite Verbreitung und mannigfache Ausbildung findet. Eigentlich hatte schon Bütschli im Jahre 1878 dieses Organell bei *Lophomonas blattarum* gesehen, welches er als ein dichteres, dunkleres Plasma, das den vom Nucleus eingenommenen Raum umhüllt, beschrieben und abgebildet hatte (16). Die Berechtigung eines neuen Namens ist darin gegeben, daß der von Grassi angewandte Terminus »Collare« bereits für den membranösen Kragen der Choanoflagellaten vergeben ist und regelmäßig in diesem Sinne Verwendung findet (vgl. u. a. Dofleins Protozoenwerk, S. 473).

Der wesentliche und in den meisten Fällen allein augenfällige Bestandteil des Parabasalapparats ist der Parabasalkörper. Seine spezifische Form ist sehr wechselnd bei verschiedenen Gattungen von Flagellaten, konstant scheint hingegen seine stoffliche Zusammensetzung zu sein: er besteht aus einem dichten, durchaus homogenen, nicht körnigem Plasma, das bei Anwendung verschiedener Färbemethoden von dem umgebenden Körperplasma in auffallender Weise absticht, einer scharfen membranösen Umgrenzung aber sicher entbehrt. Sehr deutlich, als eine bräunliche Masse, wird die Substanz des Parabasal-

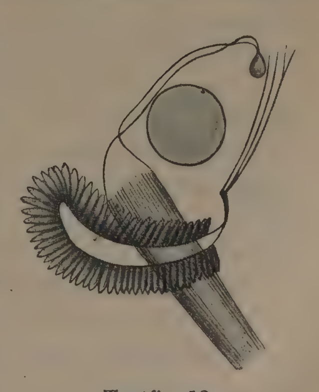
körpers nach Fixierung mit Osmiumsäure-Gemischen dargestellt; nach Sublimatkonservierung (SCHAUDINNsche Lösung) läßt sich dieses eigenartige Plasma mit Eisenhämatoxylin stark färben. Ferner mit Hämalaun und mit Eosin, dagegen nicht mit DELAFIELDS Hämatoxylin. Eine Ausnahme in dieser letzteren Hinsicht macht der Parabasalapparat bei dem von mir als »Form I« verzeichneten kleinen Flagellat aus den Hawaischen Termiten. In diesem Fall sind auch sonst einige Abweichungen im Verhalten des Parabasalapparats feststellbar: er ist nicht in dem Maße konstant, wie in typischen Fällen, und ferner pflegt er dem Achsenstab direkt sich anzuschmiegen.

Wo der Apparat starke Entfaltung erlangt, läßt er sich deutlich bereits am Leben beobachten (*Lophomonas*, *Joenia*, *Devescovina*).

Was die, wie gesagt, sehr mannigfache Gestalt des Parabasalkörpers anbetrifft, so möchte ich zwei große Gruppen unterscheiden: in der einen ist der Parabasalkörper einheitlich massig, sei es als ein Schlauch (*Trichomonas*, *Devescovina*), sei es als zungenartiges Gebilde (*Stephanonympha*) oder endlich als ein rundlich umschriebenes, abgeplattetes Körperchen (*Calonympha*); in der andern Gruppe erscheint der Parabasalkörper in eine große Anzahl von Stäbchen bzw. Blättchen (Parabasalia) aufgelöst (*Lophomonas blattarum*, *Joenia*). Doch scheint diese Unterscheidung nicht immer mit den systematischen Grenzen Hand in Hand zu gehen; so finden wir in der Familie der *Joeniidae* beide Typen vereinigt (*Joenia* und *Parajoenia*), wohingegen die systematisch entferntere *Lophomonas* mit *Joenia* in bezug auf den Parabasalapparat ziemliche Übereinstimmung zeigt. Der gesamte Apparat dürfte eben ein modulationsfähiges Organell in der Flagellatenzelle sein, das weniger Beharrlichkeit in der Entwicklung aufweist als etwa die Zahl und Insertionsart der Geißeln. Auf die speziellen Formen, welche z. B. der schlauchförmige Parabasalkörper annehmen kann — ich erinnere nur an die extreme korkzieherartige Ausbildung bei *Devescovina* —, soll hier nicht näher eingegangen werden. Sollte es vielleicht auffallen, daß bei allen Gattungen aus chilenischen und hawaischen Termiten, welche einen Parabasalapparat besitzen, dieser einen massigen Charakter hat, während *Joenia* und *Mesojoenia* der europäischen Termiten, sowie *Lophomonas blattarum* aus *Periplaneta* gefiederte Parabasalkörper aufweisen, so ist dem zu entgegnen, daß in dieser Beziehung kein durchaus prinzipieller, etwa zoogeographisch begründeter Unterschied vorliegt: zusammen mit *Joenia* und *Mesojoenia* parasitiert in *Calotermes flavicollis* ein kleines in die Nähe von *Trichomastix* zu rechnendes Flagellat, das mit einem ausgesprochen schlauchförmigen, ungegliederten Parabasal-

körper ausgestattet ist. Immerhin läßt sich ein gewisser einheitlicher Charakter im Parabasalapparat der in dieser Arbeit beschriebenen Parasiten exotischer Termiten nicht leugnen.

Als Stütze des Parabasalkörpers tritt ein starker Faden, von mir Parabasalfaden genannt, auf. Zum erstenmal ist derselbe von GRASSI bei *Joenia* beobachtet worden, wo er zugleich mit am deutlichsten entwickelt ist. In diesem Fall ist der Parabasalfaden ein Doppelfaden, der unterhalb des Kernes den Achsenstab (»mestolo«) schlingenartig umfaßt und von Stäbchen- bzw. blättchenförmigen Parabasalia besetzt ist (»corpi bastoncelliformi«, »foglioline«) (Textfig. 12). Nach vorn geht der Doppelfaden in ein lineares nacktes Gebilde über (»regolo«), das apical heraufsteigt und einerseits mit dem Blepharoblasten, anderseits mit dem Basalplättchen, das die Geißeln trägt (»laminetta basale dei flagelli«), in Verbindung tritt. Wo der Parabasalkörper schlauch- bzw. zungenförmig entwickelt ist, da findet man bei geeigneter, nicht immer erreichbarer Präparation den Parabasalfaden als Begleiter des Schlauches an der äußersten Peripherie desselben angebracht. Mitunter folgt der Stützfaden dem Parabasalkörper nicht auf dessen ganzer Länge und endet frei rankenartig für sich (*Parajoenia*). In den Karyomastigonten von *Calonympha* ist der Parabasalfaden ein kurzes, nach Behandlung mit Osmiumgemischen und Eisen-Hämatoxylin deutlich darstellbares fädiges Gebilde, das tangential in bezug auf den Kern gestellt ist und die Plasmamasse des Parabasale stützt. Bedecken die Parabasalia eine Fläche, wie das bei *Lophomonas blattarum* zutrifft, so kommt der Membran, auf welcher der Parabasalapparat ruht, die stützende Funktion zu. In diesem Fall handelt es sich um den membranösen Kelch, welcher den Kern umschließt und welcher von mir als Differenzierung des Achsenstabes aufgefaßt wurde; ein typisches Fadenorganell scheint unter solchen Umständen zu fehlen (Taf. XVII, Fig. 46).



Textfig. 12.
Joenia annectens Grassi. Kern, Blepharoblast, Achsenstab und Parabasalapparat. Halbschematisch. Nach GRASSI und FOÀ.

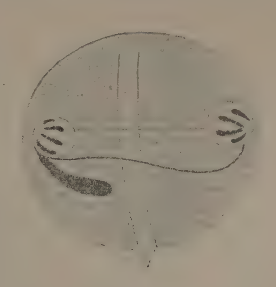
Außer der Stützfunktion fällt dem Parabasalfaden die Aufgabe zu, den Parabasalkörper mit dem Blepharoblasten resp. den Basalkörperchen in Verbindung zu bringen, wie das schon aus der kurzen Schilderung der Verhältnisse bei *Joenia* ersichtlich war. Sehr deut-

lich ist eine solche Verbindung bei *Devescovina* nachweisbar; sie ist auch bei *Parajoenia* vorhanden und fehlt ferner bei *Stephanonympha* nicht. In diesem letzteren Fall allerdings grenzen die Parabasalkörper in der Regel direkt mit ihrem verschmälerten Teil an die Blepharoblasten und nur bei bestimmten Dehnungsverhältnissen des Tieres offenbar kommt es zur Bildung eines längeren Fadens. Ein unmittelbarer Anschluß der Parabasalia an den Blepharoblasten liegt auch bei *Foaina* vor. Wenig übersichtlich sind die Strukturen in den Karyomastigonten von *Calonympha*, wo zwar ein Parabasalfaden vorhanden, aber dessen Beziehungen zum Blepharoblasten nicht zu analysieren sind. Die Vermutung Kuczynskis, die Parabasalfäden seien rhizostylartigen Bildungen an die Seite zu stellen (54, S. 178), ist meiner Ansicht nach bei späteren Untersuchungen im Auge zu behalten.

Wenn in typischen Fällen die zwei Bestandteile des Parabasalapparats, der Körper und der Faden, wohl zu unterscheiden sind, so kann der Apparat im übrigen sehr vereinfacht werden, und in den Akaryomastigonten von *Calonympha* ist lediglich ein winziges, etwa ovales Klümpchen besonderen Plasmas, in einer gewissen Entfernung vom Blepharoblasten angebracht, zu beobachten. Es soll hier auch der rundlichen Körperchen gedacht werden, welche von mir an der Basis der kurzen borstenartigen Geißeln, die den Hinterkörper von *Parajoenia* bedecken, nachgewiesen worden sind. Vielleicht, daß einem solchen rudimentären, aber in gewisser Anzahl in der Flagellatenzelle sich wiederholenden Parabasalapparat eine weitere Verbreitung zukommt; so ist hier die Gattung *Spirotrichonympha* zu nennen, welche »una serie di corpicciuoli tondeggianti lungo le linee spirali dei flagelli« nach Grassi (37, S. 729) aufweist, Bildungen, deren Ähnlichkeit mit Parabasalkörpern mir aus eigener Anschauung bekannt ist.

Was die Verbreitung des Parabasalapparats anbetrifft, so kennen wir denselben heute bei vier Vertretern der *Tetramitidae*, nämlich bei *Devescovina*, *Foaina*, *Trichomonas* (*Tr. augusta*, *Tr. caviae*) und bei einer noch nicht näher beschriebenen *Trichomastix*-artigen Form aus südeuropäischen *Calotermes*, ferner bei folgenden Gattungen der *Hypermastigina*: *Lophomonas*, *Mesojoenia*, *Joenia*, *Parajoenia* und weniger sicher bei *Spirotrichonympha*. Was die Gattung *Trichonympha* anbetrifft, so liegt möglicherweise in dem aus radialen Stäbchen gebildeten Körbchen (»cestello« Grassi) ein sehr modifizierter Parabasalapparat vor, doch sind über diese Fragen ausführliche Untersuchungen abzuwarten. Bezüglich der Gattung *Trichomonas* sei hinzugefügt, daß der schlauchförmig ausgebildete Apparat zum erstenmal von Alexeieff

bei *Tr. batrachorum* Perty (= *Tr. augusta* Alex.) Ende 1910 abgebildet, aber nicht näher gewürdigt worden ist (4, Notes et Revue, Fig. 12, S. XVIII). Ohne Kenntnis der Mitteilung von ALEXEIEFF habe ich im Jahre 1911 den Parabasalapparat bei derselben Species beschrieben (47). Ich muß hervorheben, daß bei dieser Species der Parabasalapparat nicht immer sich nachweisen läßt; doch vermute ich, daß es sich zum Teil um rein technische Schwierigkeiten handelt. Einmal habe ich den typischen Parabasalschlauch in Verbindung mit dem einen Pol der extranucleären Spindel beobachtet, während die weit auseinanderliegenden, durch ein von der Kernmembran gebildetes Fädchen noch miteinander verbundenen Kerne mit je vier, so viel sich beurteilen ließ, chromatischen Streifen, sich eben zur Rekonstruktion anschickten (Textfig. 13). Bei *Trichomonas* (*Protrichomonas*) *legeri* beschreibt ALEXEIEFF ein stäbchenartiges mit Eisenhämatoxylin sich stark färbendes Gebilde, das wohl in die gleiche Kategorie zu rechnen ist (4, N. et Rev., S. XVI, Textfig. 11). Ganz neuerdings hatte KUCZYNSKI bei Gelegenheit seiner Trichomonadenuntersuchungen dem Parabasalapparat besondere Aufmerksamkeit geschenkt (54). Er findet denselben in typischer schlauchförmiger Ausbildung bei *Trichomonas caviae* und *Tr. augusta*, vermißt den Apparat aber bei *Tr. muris*. Bemerkenswert ist, daß KUCZYNSKI nur bei wenigen Meerschweinchen *Tr. caviae* mit Parabasalapparat nachweisen konnte; war aber einmal der Apparat vorhanden — besser vielleicht zu sagen darstellbar —, so zeichnete dieses positive Merkmal sämtliche Trichomonaden im gleichen Darm aus. ALEXEIEFF verwendet jetzt das Vorhandensein bzw. Fehlen des Parabasalapparats als systematisches Merkmal bei Untersuchung von *Trichomonas*-Arten, was freilich zur Zeit, namentlich in Anbetracht der eben mitgeteilten Erfahrungen mit Schwierigkeiten verknüpft sein dürfte; darüber übrigens noch weiter unten.



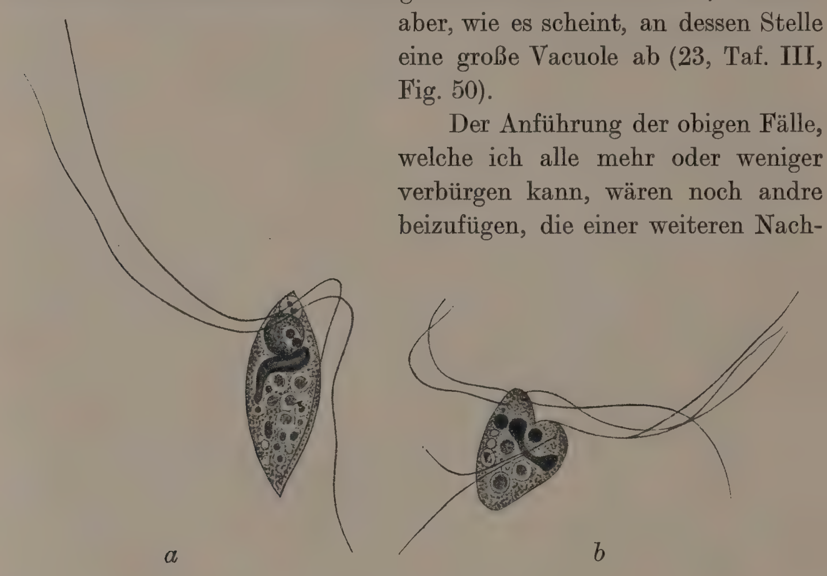
Textfig. 13.
Trichomonas batrachorum Perty (*Tr. augusta* Alex.?). Teilungszustand. Geißeln nicht sichtbar. HERMANNsche Lösung, E.-H., Eosin. Vergr. 2400.

Als einen weiteren sicheren Fall des Vorkommens von Parabasalapparat nenne ich *Monocercomonas bufonis* Dobell nach ALEXEIEFF (3, Fig. 4 und 5, S. 496—500). Dieser Autor beschreibt das fragliche Organell als »corps sidérophile«[1] nach seiner starken Färbbarkeit mit Eisen-Hämatoxylin. Die Gestalt des unverkennbaren Parabasal-

[1] Auch als »corps pseudochromidial«.

körpers scheint hier zu wechseln, was die Fig. 4*a*—*c* Alexeieffs deutlich veranschaulichen (vgl. Textfig. 14*a*). Alexeieff ist der Ansicht, daß knospenartige Ausbuchtungen an dem in Rede stehenden Körper sich abschnüren können und so Einschlüsse des Plasmas abgeben, welche in der Regel hinter dem »corps sidérophile« zu finden sind. Bezüglich der Bedeutung dieses Körpers sagt Alexeieff, derselbe »joue un rôle incontestable dans le métabolisme nutritif du Flagellé«. Der eben angeführte Fall ist übrigens bezeichnend für die Schwierigkeit des Nachweises vom Parabasalapparat. Dobell hatte denselben in seiner mit neuen Methoden ausgeführten Arbeit übersehen, er bildet aber, wie es scheint, an dessen Stelle eine große Vacuole ab (23, Taf. III, Fig. 50).

Der Anführung der obigen Fälle, welche ich alle mehr oder weniger verbürgen kann, wären noch andre beizufügen, die einer weiteren Nachprüfung bedürfen. Zunächst habe ich auf freilebende Bodonaceen aufmerksam zu machen. Prowazek beschreibt bei *Bodo* sp. die Insertion der Geißeln wie folgt: »Beide Geißeln entspringen von einer gemeinsamen basalkornartigen (*Diplosoma*?) Verdichtung, die terminal einem anscheinend strukturlosen homogenen, phiolenartigen Gebilde ansitzt«. »Dieses eigentümliche Geißelsäckchen scheint sich frühzeitig vor der Kernteilung selbst rasch zu teilen« (70, S. 199). Hartmann und Chagas (42) erblickten später in dem Geißelsäckchen einen zweiten Kern, den Kinetonucleus (im Anschluß an Minchin und Woodcock); derartige zweikernige Flagellaten erhoben sie zur Gattung *Prowazekia*,



Textfig. 14*a* und *b*.
Monocercomonas bufonis Dobell. Nach Alexeieff. Vergr. 2250.

die aber nach ALEXEIEFF dennoch *Bodo* zu heißen hat. Bei dem gegenwärtigen Stand unsrer Kenntnisse habe ich keinen Grund, die Richtigkeit der Angaben von HARTMANN und CHAGAS bezüglich der Kernnatur des »Kinetonucleus« direkt anzuzweifeln; doch möchte ich immerhin auf die Möglichkeit einer andern Deutung hinweisen. Von den von v. PROWAZEK angedeuteten »homogenen« Struktur dieses Gebildes ist nicht mehr die Rede, obschon fast alle Bilder dieser Autoren eine solche zu belegen scheinen. Über den Verlauf der Teilung des »Geißelkernes« konnten HARTMANN und CHAGAS nur wenig mitteilen, da die Teilung »sich offenbar sehr rasch vollzieht«. Eine Spindel des Geißelkernes mit Äquatorialplatte ist »nur einmal« beobachtet worden (42, S. 89—96, Taf. VIII, Fig. 62—82). Eine Nachforschung ist in diesem Fall erwünscht und das Gleiche bezieht sich auf *Bodo*-Arten der Infusionen, wie *B. edax*, *B. saltans*, *B. minimus* (vgl. hiezu ALEXEIEFF, 3, S. 506—510).



Textfig. 15.
Bodo lacertae Grassi. Nach E. H. WHITMORE.

Sicherer begründete Vermutungen, was die frei lebenden *Bodo*-Arten anbetrifft, glaube ich bezüglich der parasitischen Arten aussprechen zu dürfen. Neben den »typischen« Formen von *Bodo lacertae* Grassi beschreibt v. PROWAZEK ziemlich häufig vorkommende Formen, die sich durch den Besitz eines besonderen Körpers hinter dem Plasmahof des Kernes auszeichnen (71). Es ist ein »grünlich schimmernder, anscheinend fester Körper«, »der auf den Präparaten zumeist von einer Art von Vacuole umgeben ist. An etwas gepreßten Objekten kann man auch den alveolären Aufbau dieses rätselhaften Gebildes nachweisen. Mit den gebräuchlichen Kernfarbstoffen, wie GRENACHERS Hämatoxylin, Picrocarmin und Boraxcarmin färbt sich die Substanz des kernartigen Körpers sehr schlecht, nur mit Eisen-Hämatoxylin kann man ihn gut zur Darstellung bringen und seine oft bizarre Gestalt genauer studieren. Diese letztere ist ungemein mannigfach; so findet man wurst-, sichel-, bandförmige Formen, die wiederum geweihartig verzweigt sein können oder zu zwei, seltener mehreren, länglichen oder ovalen Körpern fragmentieren. Neben den oben genannten Färbungen wurden auch andre Tinktionen, jedoch mit gleich negativen Resultaten versucht, auch waren die Erfolge selbst nicht völlig eindeutig. Mit der

Giemsaschen Färbung erhielt ich die widersprechendsten Bilder . . « (71, S. 21—22, Taf. III, Fig. 58—62, 67). Bekanntlich hatte v. Prowazek die mit dem rätselhaften Körper ausgestatteten Individuen einer besonderen »gametoiden oder Geschlechtsgeneration« zugerechnet und das fragliche Gebilde selbst als ein Chromidium bezeichnet, »das aber von den Chromidien der übrigen Protozoen insofern abweicht, als es sich nur mit Eisen-Hämatoxylin färbt und vielleicht aus einer ‚plastinartigen' Substanz bestehen dürfte« (S. 22—25). Dobell hatte in der Folge *Bodo lacertae* mit Hämatoxylin und Eosin behandelt und findet einen scharfen Kontrast zwischen dem violett gefärbten Nucleus und dem leuchtend roten unregelmäßig gestalteten »Chromidium« (24). An der Chromidialnatur dieses Gebildes zweifelt Dobell und betrachtet es als Reservematerial (S. 291, Textfig. 8). Whitmore hatte bei Gelegenheit seiner Untersuchung über *Prowazekia* auch *Bodo lacertae* einer Reihe von färberischen Reaktionen unterzogen (78). Das »Chromidium« bezeichnet er als »Nebenkörper« (Textfig. 15). »Bei *Bodo lacertae* ist somit der Nebenkörper keine metachromatische Substanz. Wenn er auch nicht aus Glykogen besteht, so ist er doch wahrscheinlich aus einer glykogenähnlichen Substanz zusammengesetzt. Zweifellos stellt er eine vom Kerne von *Bodo* und dem Kinetonucleus von *Prowazekia* ganz verschiedene Substanz dar« (Textfig. *A* und S. 373). Ich neige entschieden dazu, die hier besprochene Bildung von *Bodo lacertae* als Parabasalapparat aufzufassen (vgl. weiter unten über die Teilung desselben).



Textfig. 16*a* und *b*.
Cryptobia Dahli Möbius (= *Trypanoplasma intestinalis* Lèger). Nach Alexeieff. Vergr. 2250.

Erwähnt seien hier im gleichen Sinne die zwei »Chromidien«, welche nach v. Prowazek den Kern einer marinen *Bicosoeca* begleiten. »Über dem Kern von *Bicosoeca* findet man konstant jederseits zwei mehr oder weniger dunkle, wurstartige, immer mit einem Gerüst versehene Körper, die schwimmgürtelartig den Kern umfassen und sich vor ihm selbständig teilen« (70, S. 203, Taf. V, Fig. 17—23). Nach neueren Bemerkungen von G. Senn sind die Bicosoecaceen mit den Bodonaceen nicht näher verwandt. Sollten sich die Vermutungen bezüglich der

Deutung von »Chromidien« bei *Bicosoeca* bestätigen, so wäre die Verbreitung des Parabasalapparats bei einer weiteren Familie festgestellt.

Ferner mache ich auf *Trypanoplasma intestinalis* (*Cryptobia Dahli*) Léger aus *Box boops* aufmerksam (Textfig. 16*a*, *b*). Alexeieff hatte sich in mehreren Publikationen mit diesen Parasiten beschäftigt. Dieser Autor bestreitet die Blepharoblastnatur des stark färbbaren Körpers in der Nähe der Geißelinsertion (= Kinetonucleus von Minchin). Der Körper teile sich so, »comme se diviserait une vacuole chargée de matières de réserve«. Die von Alexeieff gegebenen Abbildungen, von denen eine ich hier reproduziere, rufen im Teilungszustand die größte Ähnlichkeit mit dem Verhalten des Parabasalkörpers bei *Devescovina* z. B. hervor (8, Fig. 4, 5, S. 351, 352). Den Namen Blepharoblaste verdienen nach Alexeieff lediglich die Basalkörper der Geißeln, nicht der in Rede stehende Körper; diesem dürfte der Charakter von aufgespeichertem Material für die Geißelarbeit zukommen. Ich glaube somit die Beobachtungen und Deutungen Alexeieffs an *Trypanoplasma* im Sinne einer Existenz des Parabasalapparats verwerten zu dürfen. Freilich betont Alexeieff, daß der vermeintliche Blepharoblast keine Beziehungen zu den Flagellen habe, »ni directement, ni par l'intermédiaire de rhizoplastes«; doch ist mir aus eigener Erfahrung bekannt, wie schwer unter Umständen der Nachweis eines Parabasalfadens ist. Auch scheinen mir die neuen Beobachtungen Martins an Trypanoplasmen (*Tr. congri* bzw. *Tr. cyprini*), wo der »Kinetonucleus« gelegentlich in ausgesprochen schlauchförmiger Gestalt auftritt, für diese Deutung zu sprechen. Ich verweise ferner auf die Teilungsfigur, welche auch der letztgenannte Autor von *Heteromita dahli* gibt (60, Textfig. 2, S. 183). Die Anordnung der beiden aus der Teilung entstandenen »Kinetonuclei« entspricht durchaus dem Verhalten des Parabasalkörpers im analogen Stadium bei einem kleinen, von mir als Form II bezeichneten Flagellat aus *Calotermes castaneus* (Honolulu) [vgl. Taf. XVIII, Fig. 73].

Nach der obigen Darstellung dürfte es als wahrscheinlich gelten, daß der Parabasalapparat in stärkerer oder schwächerer Entwicklung bei vielen Flagellaten nachgewiesen werden wird. Nach seinen Erfahrungen an Trichomonaden kommt Kuczynski zu der Schlußfolgerung, daß der Parabasalapparat » nur eine vorübergehende, vielleicht periodische Bildung darstellt« (54, S. 176). Soweit meine eigenen Untersuchungen auf Trichomonaden der Kröte sich erstrecken, muß ich gleichfalls die Schwierigkeit und Seltenheit des Nachweises dieses in Rede stehenden Gebildes betonen. Wenn Kuczynski bedauert, daß die Autoren die prozentuale Häufigkeit des Organs nicht jeweilen beson-

ders hervorgehoben haben, so daß man keinen Schluß auf die Ubiquität und damit auch Bedeutung des Organs machen kann, so muß ich dem entgegenhalten, daß bei den Parasiten von Termiten, welche ja die Grundlage für die Kenntnis des Parabasalapparats abgegeben haben, dieser Apparat unter den überhaupt in Betracht kommenden Formen stets vorhanden und stets nachweisbar ist; einzig bei *Calonympha* hat man mit Schwierigkeiten rein technischen Charakters zu tun[1]. Mit dem Begriff des Parabasalapparats ist somit in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle der Begriff von dessen Ubiquität untrennbar verbunden. Wo das nicht der Fall ist, oder vielleicht zu sein scheint — ich möchte auf die Möglichkeit etwa eines Einflusses wechselnder Reaktion des Darminhalts auf den Nachweis des Apparats aufmerksam machen — da haben noch weitere Untersuchungen anzuknüpfen. Leider bin ich selbst zur Zeit nicht in der Lage, meine Studien in dieser Richtung auszudehnen.

Bezüglich der Homologie des Parabasalapparats bedarf es noch einer Auseinandersetzung aus Anlaß einer kritischen Bemerkung von Kuczynski. Derselbe bestreitet, daß das bei *Joenia* unter dem Namen Collare von Grassi beschriebene Organell, sowie das von mir bei *Lophomonas blattarum* unter dem gleichen Namen beschriebene Gebilde, Homologa des Parabasalapparats sind. Dieser Autor beruft sich auf eine von mir selbst bei *L. blattarum* gemachte Beobachtung, wonach in »sehr seltenen Fällen« ein aus einigen wenigen wurstartigen Streifen bestehendes Gebilde dem Achsenstab in einer ihn senkrecht kreuzenden Richtung, an der Stelle, wo er sich zum Kelch zu erweitern beginnt, dicht anliegt. Dieses selten nachweisbare Gebilde allein möchte Kuczynski als Parabasalapparat gelten lassen, das Collare wäre ein Organell für sich. Ich habe zwar selbst auf eine gewisse Ähnlichkeit der eben besprochenen Strukturen von *Lophomonas* mit dem Spiralschlauch von *Devescovina* hingewiesen. Diesem Satz ließ ich aber einen andern folgen: »Doch kann etwas Bestimmtes erst auf Grund erneuter vergleichender Untersuchungen, unter Hinzuziehung verwandter Formen ausgesagt werden, worauf ich bei einer andern Gelegenheit zurückzukommen hoffe«. An der Homologie des Collare von *Joenia* und *Lophomonas* mit dem Parabasalapparat zweifle ich jetzt in keiner Weise. Die genannten streifenförmigen Gebilde von *Lophomonas blattarum* homologisiere ich hingegen mit der sogenannten »Zona chromidiale« von *Joenia*, einem Bestandteil der Flagellatenzelle, dessen Natur noch

[1] *Microrhopalodina enflata* ist mir in dieser Beziehung nicht aus eigner Anschauung bekannt.

durchaus dunkel ist, der aber wohl sicher kein »Chromidium« darstellt, wie seine erste Benennung es involvieren würde. Nach neueren Untersuchungen GRASSIS ließe sich die »Zona chromidiale« mit einem phagocytären Organ vergleichen: in ihr werden die von der Flagellatenzelle bewältigten Bakterien angesammelt, in ihr findet die endgültige Aufspeicherung von Carminkörnchen bei Fütterung der Termiten mit diesem Farbstoff statt. Die »Zona chromidiale« ist kein absolut konstantes Organell; von GRASSI wurde dieselbe »spesse volte«, aber nicht immer angetroffen. Somit bleibt die von mir seit 1911 vertretene Homologie des Parabasalapparats zu Recht bestehen, sie gründet sich auf die Konstanz und färberische Reactionen des betreffenden Organells bei *Joenia* und *Lophomonas*; der Terminus »Collare« wird zugunsten von »Parabasalapparat« eingezogen.

Unsicher sind zur Zeit die hier in Betracht kommenden Verhältnisse bei der Gattung *Trichonympha*. Neuerdings vertritt GRASSI die Ansicht, daß das sogenannte Körbchen (»cestello«), welches aus radial gestellten, gekrümmten länglichen Stäbchen gebildet wird und eine Scheidung zwischen zwei Plasmasorten von *Trichonympha* bedingt, ein Homologon des Achsenstabes und Parabasalapparats (»Collare«) zugleich darstellt[1].

Das Verhalten des Parabasalapparats während der Teilung der Flagellatenzelle ist ein recht mannigfaches. Bei *Joenia* scheinen nach GRASSI wechselnde Verhältnisse vorzuliegen. Gelegentlich wird beobachtet, daß die blättchenförmigen Parabasalia des Muttertieres sich vom Apparat loslösen, sich in kleine Kugeln umwandeln und schließlich einer Resorption anheimfallen; in diesem Fall wäre eine Neubildung dieser Bestandteile in den Tochtertieren zu erwarten (der Parabasalfaden und »regolo« scheinen nicht zugrunde zu gehen). Neben diesem Verhalten wurde der Übergang des Parabasalapparats in ein Tochtertier und Neubildung desselben in dem andern beobachtet (37, S. 736). Bei *Lophomonas blattarum* geht der Parabasalapparat des Muttertieres im Teilungsprozeß nach meinen Beobachtungen allmählich zugrunde und wird im nächsten Connex mit den zwei Tochterkernen bzw. den sich eben bildenden Kelchen in der Zweizahl neu hervorgebracht. Durch eine einfache Querteilung werden die Parabasalkörper verdoppelt bei *Devescovina* und *Parajoenia*; bei *Devescovina* geht der Teilung eine Entrollung der Spiraltouren voraus, während bei *Parajoenia* die Teilung

[1] Daß KUCZYNSKI die Deutung des körbchenartigen Systems von Stäbchen als Collare auf HARTMANN zurückführen zu müssen glaubt, ist irrtümlich (54, S. 178).

ohne eine Lageveränderung der beiden im Ruhezustand vorhandenen Parabasalkörper erfolgt. Statt einer Querspaltung finden wir eine Längsspaltung, die vielfach schon frühzeitig im Ruhezustand anhebt, bei der Gattung *Foaina*. Eine weitere Modifikation stellt *Stephanonympha* dar, wo an dem einen Pol der Kernspindel der Parabasalkörper anscheinend unverändert bleibt, während er an dem andern Pol als ein winziges, schwer nachweisbares Gebilde neu entsteht. Auf die Teilung des Apparats in den wenigen, von mir nicht näher bestimmten, als Form II bezeichneten Flagellaten sei hiermit verwiesen.

Alexeieff verdanken wir Angaben über die Teilung des Parabasalapparats (= seines »corps sidérophile«) bei *Monocercomonas bufonis*. Der Parabasalkörper, dessen Beziehungen zu den Basalkörnern hier keine deutlichen zu sein scheinen, wird gleichzeitig mit dem Kern einfach biskuitförmig durchgeschnürt (Textfig. 14 *b*). Bei der Gattung *Trichomonas* scheinen ähnliche Zustände zu bestehen, wie bei *Stephanonympha*: ich habe selbst bei *Tr. batrachorum* im Zusammenhang mit dem einen Pol der Spindel den alten Parabasalkörper beobachtet, während am andern Pol, wie es scheint, noch kein Parabasale ausgebildet war (Textfig. 13); von einem gleichen Verhalten berichtet Kuczynski für seine Trichomonaden, allerdings läßt seine Fig. 32, Taf. XII (bei freilich schon weit fortgeschrittenen Kernen) kaum einen Unterschied in den beiden Parabasalia erkennen. Auf die Teilung des vermutlichen Parabasalapparats bei *Cryptobia dahli* wurde schon oben hingewiesen.

In den näheren Sinn des verschiedenen Verhaltens des Parabasalapparats bei der Teilung Einsicht zu erlangen, ist natürlich zurzeit kaum möglich. Immerhin möchte ich an der Hand der gegensätzlichen Vorgänge bei *Lophomonas* und *Devescovina* zeigen, wie das Schicksal des Parabasalapparats während der Teilung mit der Art und Weise der Flagellenverteilung bzw. Neubildung im Zusammenhang steht. Bei *Lophomonas blattarum* bleibt der alte Flagellenschopf während des Teilungsprozesses zunächst unverändert erhalten, eine Zeitlang sogar schlägt er mit den zwei neu gebildeten Flagellenschöpfen zusammen, wodurch das Tierchen hin und her gezerrt wird, bis er schließlich überflüssig wird und zugrunde geht; der Parabasalapparat teilt nun das Schicksal des alten Flagellenschopfes. Bei *Devescovina* hingegen werden die neuen Geißeln nach dem Trichomonadentypus verteilt und die fehlenden nachträglich ergänzt; es findet sich hier somit keine stufenweise, zu einem Teil wenigstens, Entwicklung des neuen Geißelbestandes unter temporärer Erhaltung des alten, vielmehr muß der Geißelapparat stets aktiv bleiben und dem entspricht ohne Zweifel die Kontinuität

des Parabasalapparats, d. h. dessen Vermehrung durch Teilung. Doch liegen die Verhältnisse in andern Fällen weniger übersichtlich.

Alles in allem zeigen die oben zusammengestellten Angaben über den Parabasalapparat während der Teilungsphase, daß bedeutende Variationen im speziellen Verhalten dieses Apparats vorliegen. Diese Beobachtungen können vielleicht verwertet werden, um eine gewisse Labilität des Parabasalapparats im Vergleich mit andern Zellorganellen, wie Kern, Blepharoblast, Achsenstab, darzutun; diese letztgenannten Gebilde scheinen sich im großen und ganzen konservativer im Teilungsprozeß zu erweisen, darum wird auch mehr Übereinstimmung in ihrem Verhalten bei verschiedenen Gattungen angetroffen.

Diese Labilität des Parabasalapparats — in phylogenetischem Sinne aufgefaßt — äußert sich auch darin, daß bei nahe verwandten Formen der Apparat sehr verschieden ausgebildet sein kann. Ich erinnere an *Lophomonas blattarum* und *L. striata*, wo bei der erstgenannten Species das in Rede stehende Gebilde die bekannte Struktur und Anordnung aufweist, bei *L. striata* hingegen in dieser Form überhaupt nicht zu finden ist. Ich habe in meiner *Lophomonas*-Arbeit die Vermutung ausgesprochen, ob nicht das besonders geartete Plasma, welches den langgestreckten Kelch in diesem Fall ausfüllt und den Kern umgibt, ein Homologon des Parabasalapparats wäre. Diese letztgenannte Form mag übrigens vor Augen führen, daß der Nachweis eines Parabasalapparats keineswegs immer leicht ist; hier wäre auch, wie schon gesagt, die Gattung *Calonympha* zu nennen, wo bei gewisser Färbungsart der schwach entwickelte Apparat der Beobachtung überhaupt sich entziehen kann, alles Verhältnisse, welche die oben ausgesprochene Vermutung, der Parabasalapparat werde in der Folge bei mehreren Flagellatengattungen nachgewiesen, nur zu bekräftigen geeignet sind. Daß der Apparat ein labiles Organell ist, läßt sich, wie es scheint, in manchen Fällen auch morphologisch innerhalb ein und derselben Species feststellen; ich erinnere an die verschiedenen Formen, welche der Parabasalkörper bei *Monocercomonas bufonis* annehmen kann. Zum Teil dürfte aber dieser Mangel an fest ausgeprägter Gestalt mit der Funktion des Parabasalapparats in Zusammenhang stehen.

Bezüglich dieser Bedeutung nun des Parabasalapparats für das Leben der Flagellatenzelle läßt sich zwar direkt aus der Beobachtung eine unzweideutige Antwort nicht entnehmen. Auf Grund eines Vergleichs von Formen mit oder ohne Apparat Schlußfolgerungen zu ziehen, ist nicht immer angängig, weil eben nur wenige Formen in bezug auf dieses Organell genügend untersucht worden sind. Auf die positiv

bekannten Fälle mich beschränkend möchte ich besonders auf zwei Momente hinweisen, welche nach eigener Kenntnis zahlreicher parasitischer Formen konstant wiederzukehren scheinen, und zwar 1. die Zusammensetzung der Parabasalkörper aus dichtem, homogenen Plasma, welches in den meisten Fällen von dem übrigen Körperplasma als Ganzes genommen auffallend absticht, aber doch nicht scharf membranös umgrenzt ist, 2. die Beziehung der Parabasalkörper zu den Blepharoblasten bzw. Basalkörperchen, sei es durch Parabasalfäden oder besondere Membranen vermittelt, sei es in benachbarter Lage ausgedrückt. Diese zwei Faktoren veranlassen mich, im Parabasalapparat vermutungsweise ein Depositum von im Stoffwechsel der parasitischen Flagellaten ausgearbeiteten, spannkraftreichen Substanzen zu sehen, welche stetig einerseits für die Arbeit der Geißeln verbraucht, anderseits neu aus dem Plasma angelagert werden.

In den Cysten von *Lophomonas blattarum* läßt sich der Parabasalapparat nicht nachweisen; vielleicht ist diese Beobachtung als Stütze für die eben ausgesprochene Deutung verwendbar. In den Cysten von *Monocercomonas bufonis* bleibt freilich das als Parabasalkörper von mir bezeichnete Gebilde (»Pseudochromidium«) neben dem Kern erhalten (vgl. Alexeieff, 3, Fig. c—e, S. 499), was möglicherweise auf eine andre Bestimmung dieser Cysten hindeutet. Nach obigen Voraussetzungen wäre ferner verständlich, daß bei *Lophomonas blattarum* während des Teilungsprozesses der Parabasalapparat des Muttertieres so lange erhalten bleibt, als der alte Flagellenschopf in Tätigkeit ist, mit dem Schwund dieses letzteren aber der Resorption unterliegt. Mit der hier vertretenen Auffassung ließe sich auch in Einklang bringen, daß gerade die von Partikelchen des morschen Holzes sich ernährenden Parasiten der Termiten den Parabasalapparat oft in überaus starkem Maße entwickelt aufweisen; das Holz dürfte eben an direkt assimilablen Stoffen, im Vergleich etwa mit Blutserum, nicht übermäßig reich sein. Doch lassen sich im einzelnen derartige Parallelen — wenn man etwa die Trichomonaden oder *Monocercomonas bufonis* ins Auge faßt — kaum streng durchführen, und eine Erweiterung unsrer Kenntnisse auf diesem Gebiete ist abzuwarten. Oben ist davon die Rede gewesen, daß der sogenannte Kinetonucleus von *Trypanoplasma*, speziell von *Tr.* (*Cryptobia*) *intestinalis* möglicherweise einen Parabasalapparat darstellt. Von Bedeutung ist nun für mich die Vermutung, welche Alexeieff über die Funktion dieses Gebildes ausgesprochen hatte, und zwar einige Monate vor meiner Mitteilung über den Parabasalapparat (bei deren Abfassung mir die Alexeieffsche Publikation

entgangen war): »Quelle est alors la vraie nature de ce corps s'il est dépossedé des fonctions qu'on lui attribue? Sa situation constante au voisinage des flagelles fait rejeter la supposition qu'il s'agit içi d'une substance de réserve banale. Ce corps représente probablement du matérial emmagasiné pour le fonctionnement des flagelles qui pourvoit à la dépense d'énergie liée à ce fonctionnement. Pour le moment il faut se contenter de cette formule un peu vague. De plus, le prétendu blépharoplaste parait pouvoir se désagréger en partie et constituer ainsi des grains sidérophiles qui eux jouent peut-être un rôle dans les échanges nutritifs du Trypanoplasme« (4, S. XV, XVI). Bei *Monocercomonas bufonis* vertritt Alexeieff, wie schon oben gesagt, die Ansicht, daß der Parabasalkörper durch Knospung charakteristische Inhaltsgebilde des Plasmas entstehen lasse (3, S. 497); spielt sich nicht vielleicht der Vorgang etwa gerade im umgekehrten Sinne ab? Immerhin deutet die Alexeieffsche Beobachtung auf innige Beziehungen zwischen Körperplasma und Parabasalkörper hin.

Einen gewissen Ausblick versprechen vielleicht Formen wie *Oxymonas*, welcher kein Parabasalapparat zukommt, oder *Microrhopalodina enflata*, wo ein solcher nach Grassi entweder sehr schwer oder gar nicht nachweisbar ist und deren Plasma in beiden Fällen durch den Besitz von besonderen kugelförmigen Inhaltsgebilden ausgezeichnet ist. Speziell bei *Oxymonas* habe ich die Überzeugung gewonnen, daß die charakteristischen Kügelchen, welche namentlich an bestimmten Stellen des Körpers sich ansammeln, aus Holzpartikelchen durch einen Umwandlungsprozeß ihren Ursprung nehmen. Sollte hier nicht vielleicht eine Zwischenstufe in der Entwicklung des Parabasalapparats vorliegen, eine Zwischenstufe, auf welcher wohl die aus dem Stoffwechsel ausgearbeiteten Materialien bereits vorhanden gewesen wären, ihre Magazinierung aber in einem bestimmt gestalteten Organell der Zelle noch nicht stattgefunden hätte? Bei der regressiven Metamorphose des Parabasalapparats bei *Joenia* während der Teilung hatte übrigens Grassi eine Umwandlung der blättchenförmigen Parabasalia in kleine Kugeln, die nach und nach resorbiert werden, beobachtet. — Sollte die oben ausgesprochene Vermutung, wonach das Geißelsäckchen bzw. Kinetonucleus der freilebenden *Bodo*-Species einem Parabasalapparat entspricht, sich bestätigen, so würde der Apparat über die parasitischen Formen hinaus, bei welchen er ja in erster Linie beobachtet worden ist, an Geltung gewinnen. Auch in dieser Beziehung sind weitere Untersuchungen nötig. Es sei hier anhangsweise bemerkt, daß der Parabasalapparat mit dem Vorhandensein des Achsenstabes durchaus nicht Hand in Hand zu ge-

hen braucht; *Monocercomonas bufonis* Dobell, *Heteromita* (*Prowazekella*) *lacertae* Grassi und *Bodo*-Arten sind Belege für diesen Satz, allerdings unter Voraussetzung der Richtigkeit früher ausgesprochener Vermutungen. In den allermeisten bekannten Fällen freilich werden gleichzeitig mit dem Parabasalapparat Achsialstrukturen in den Flagellatenzellen angetroffen.

Daß ganz allgemein für die dauernde Arbeit von schwingenden Organellen bestimmte stoffzuführende Gebilde in der Zelle in Anspruch genommen werden können, mag durch den Hinweis auf die von M. Heidenhain den sogenannten Wimperwurzeln zugeschriebene Funktion belegt werden. Bei Besprechung der Flimmerzellen sagt dieser Autor u. a.: »Für sehr wahrscheinlich halte ich ferner, daß die Fadenapparate mit der Ernährung der Cilien etwas zu schaffen haben; denn es ist in Rechnung zu ziehen, daß innerhalb der Cilien fortdauernd chemische Spannkräfte in kinetische Energie umgesetzt werden; es muß also die beständige Zuleitung eines Materials statthaben, welches als Kraftquelle dient und innerhalb der Cilien verbrannt wird. Daher kann man sich sehr wohl vorstellen, daß die Wimperwurzeln die nötigen Stoffe aus dem Zellenkörper aufsammeln und den Cilien zuleiten. Wie dies geschieht, darüber kann man sich freilich nur schwer eine Vorstellung machen; es ist eben dabei zu beachten, daß über die Form und direkte Ursache des Stofftransportes innerhalb der Zellen (bei Secretion, Resorption usw.) überhaupt nichts Sicheres bekannt ist (44, S. 987).

Es soll hier noch der Deutung gedacht werden, welche dem in Rede stehenden Apparat der Flagellatenzelle durch Grassi, seinem Entdecker (»Collare«), neuerdings zuteil wird. Grassi geht vor allem von sehr komplizierten Strukturen aus, welche der Vorderkörper von *Joenia* im Zusammenhang mit dem Kern bzw. dem Insertionsfeld der Flagellen aufweist, Strukturen, die hier nicht im einzelnen geschildert werden können und lediglich genannt sein mögen: »il batacchio« (welcher von Grassi mit einem Blepharoblasten verglichen wird, wie ich denke durchaus mit Recht), »regolo« (= Parabasalfaden meiner Bezeichnungsweise), »collare« (= Parabasalkörper), »sospensorio«, »nastrino adesse«, »la lamina«; zudem kommen die Achsialstrukturen: »la guaina« und »il bastoncello assile«. Grassi ist nun der Ansicht, daß entweder die vier zuerst genannten Organellen oder vielleicht sämtliche der aufgezählten Organellen von *Joenia* als eine Einheit, nämlich als ein zusammengesetzter Blepharoblast aufzufassen sind (»sinblepharoplasto«). Diese Ansicht wird durch die Tatsache gestützt, daß die Gesamtheit der genannten Organellen in der Entwicklung nach Grassis

Untersuchungen ab initio mit dem »batachio« (= dem Blepharoblasten) verbunden sind; »cosi è naturale di supporre che essi siansi differenziati direttamente dal batacchio e in continuazione con questo« (37, S. 734). Zu einer Einheit treten die genannten Gebilde gewiß zusammen und das mit Rücksicht auf die hoch spezialisierte Bewegungsfähigkeit, welche ein Konvergieren sämtlicher Organellen gewissermaßen nach einem einzigen Ziele mit sich bringt. Ich glaube aber, daß es heterogene Bestandteile der Flagellatenzelle sind, welche sich da aneinanderschließen, und daß die Deutung derselben als eines Symblepharoblasten die Grenzen dessen, was wir sonst Blepharoblast zu nennen gewohnt sind, weit überschreitet. Speziell was den Parabasalapparat anbetrifft, vertrete ich die Auffassung, daß es sich phylogenetisch um ein selbständig aus dem Plasma herausdifferenziertes Organell handelt, das sekundär erst eine Verbindung mit dem Blepharoblasten erlangt. In den Karyomastigonten von *Calonympha* scheint eine solche direkte Verbindung mit dem Blepharoblasten nur sehr lockerer Natur zu sein. Von einem genaueren Studium von Formen wie *Oxymonas* erwarte ich Aufklärung über die hier sich bietenden Fragen.

Manche Beschaffenheit des Parabasalkörpers und im besonderen dessen spiralige Anordnung um den Achsenstab von *Devescovina* läßt vielleicht die Vermutung auftauchen, ob hier nicht Gebilde vorliegen, welche mit den Mitochondrien in die gleiche Kategorie einzureihen wären. In der Tat bietet u. a. die Entwicklung der mitochondrialen Spiralhülle um den Achsenfaden mancher Spermatozoen (Benda, Meves) Berührungspunkte mit den hier studierten Organellen. Dennoch ist es heute noch verfrüht, sich in einem bestimmten Sinne bezüglich der aufgeworfenen Frage auszusprechen. Einmal sind unsre Kenntnisse von den Mitochondrien bei Protozoen ganz außerordentlich lückenhaft (vgl. »les sphéroblastes« von Fauré-Fremiet), so daß mir kein Vergleichsmaterial aus der Protozoenliteratur vorliegt. Ferner scheint die Entwicklung der Mitochondrien bei Metazoen einen ganz andern Gang zu nehmen; ich verweise auf die Körnchenform der Mitochondrien, auf das Zusammentreten von Körnchen zu bestimmt gestalteten Fäden und das eigentümliche Verhalten dieser Fäden während der Kernteilung — alles Vorgänge, welche kaum unmittelbare Parallele beim Parabasalapparat der Flagellaten finden. Es sollen freilich auch übereinstimmende Züge nicht verschwiegen werden, so die massige, einheitliche Gestalt des Mitochondrienkörpers in den Spermien bzw. Spermatiden von *Pygaera bucephala* nach Meves (63, Fig. 68, 69, Taf. XXVII), so der allgemeine Charakter der Mitochondrien in

den Spermatocyten desselben Objektes (Fig. 54, Taf. XXVII) nach dem gleichen Autor, welch letztere Gebilde eine gewisse Ähnlichkeit mit den früher besprochenen Granula im Plasma von *Oxymonas* aufweisen. Doch ist wiederum bei diesem Flagellat eine Beziehung der Granula zum typischen Parabasalapparat der übrigen Flagellaten noch durchaus problematisch. Ich neige zu der Annahme, daß die besprochene Ähnlichkeit lediglich auf Konvergenz beruht, obschon freilich Lebensweise und Bestimmung (namentlich Ernährung) der hier in Betracht kommenden Zellen eine grundverschiedene ist; nichtsdestoweniger herrscht zwischen einem Spermatozoon und einer Flagellatenzelle eine gewisse schon oftmals herangezogene Analogie in der allgemeinen Struktur, und diese Analogie ist es, welche in bestimmten Fällen auch sekundären Organellen der Zelle eine ähnliche Entwicklungsrichtung vorschreiben mag.

4. Über Kernkonstitution und Kernteilung.

In bezug auf den Bau des Kernes zeigen die in vorliegender Arbeit beschriebenen Flagellaten ziemliche Mannigfaltigkeit, die sich zunächst schon in der äußeren Gestalt kundgibt. Eigentlich asymmetrisch, mit einem in den Achsenstab sich hineinsenkenden stumpfen Fortsatz versehen, ist der Kern von *Parajoenia*; längliche Kerne finden wir bei *Devescovina*, noch extremer ist die Längsstreckung bei *Stephanonympha*, während die nahe verwandte *Calonympha* regelmäßig runde bis schwach ovale Kerne aufweist; andre Gattungen zeigen wenig Eigentümliches. Eine Kernmembran ist stets vorhanden.

Was die innere Zusammensetzung anbetrifft sind verschiedene Typen konstatiert worden. Den Kern von *Parajoenia* zeichnet ein regelmäßig runder, von einem hellen Hof umgebener, in der Regel schwach färbbarer Binnenkörper aus, der centrale Lage einnimmt; der übrige Kernraum ist von feinen, dicht angeordneten, überall gleich großen Chromatinkörnchen gleichmäßig erfüllt. Viel weniger gleichmäßig ist das Chromatin in kleineren und gröberen Körnern an dem Kerngerüst von *Devescovina* verteilt; an der äußersten Peripherie des Kernes läßt sich in den meisten Fällen ein kleiner, stark chromatischer Binnenkörper wahrnehmen. Im Grunde denselben Bau, nur beeinflußt durch die meist regelmäßig runde Gestalt, zeigt der Kern von *Calonympha*; auch hier nimmt der Binnenkörper, oft von einem transparenten Hof umgeben, mit Vorliebe periphere Lage ein. Die Gattung *Stephanonympha* ist bemerkenswert durch den Dimorphismus der Kerne in ihren beiden Formen: während bei der Forma minor die Kerne ein außerordentlich

dichtes chromatisches Gefüge aufweisen, so daß eine nähere Struktur kaum zu entziffern ist, lassen die Kerne der Forma major central ein großes, intensiv färbbares Binnenkorn, peripher aber nur sehr spärliches Chromatin erkennen; im allgemeinen sind die Kerne bei dieser Form etwas größer als bei jener. Wie die Bedeutung der zwei *Stephanonympha*-Formen, so ist auch deren Kerndimorphismus noch eine offene Frage. Die Gattung *Oxymonas* ist charaktersisiert durch eigene Zusammensetzung ihres regelmäßig ovalen Kernes; typisch für dieses interessante Flagellat ist die Gegenwart eines schwach-chromatischen Binnenkörpers und stark färbbaren »Entosoms«, umgeben von einem gröbere Chromatinkörnchen führenden Außenkern. Leider ist die Natur dieses Entosoms nicht sicher festzustellen, namentlich weil Teilungsstadien, bei der Gattung *Oxymonas* nur höchst selten beobachtet werden und überhaupt schwer analysierbar sind.

In keinem Fall ist ein typisches Caryosom mit Centriol als Grundbestandteil des Kernes im Sinne HARTMANNS beobachtet worden, und zwar weder im Ruhe- noch im Teilungszustand. Diesem negativen Befund schreibe ich differentielle Bedeutung zu, weil ich im Gegensatz z. B. zu GLÄSER die Befunde HARTMANNS und seiner Schule, in den meisten Fällen wenigstens, anerkenne. Ich teile die Ansicht ALEXEIEFFS, der gleichfalls gegen den extrem negierenden Standpunkt sich wendet und schließt: »on connait quelques exemples indiscutables où les centrioles font leur apparition à l'intérieur du noyau au moment quand celui-ci-entre en division« (8 S. 360)[1].

In diesem Lichte nun erscheint es mir von Interesse, daß die einer lokomotorischen Komponente (HARTMANN) in Form von Centriolen in ihrem Innern entbehrenden Kerne nach einem besonderen Typus sich teilen, den ich vor einem Jahre zum Gegenstand einer vergleichenden Betrachtung gemacht und mit dem Namen »GRASSIscher Kernteilungstypus« zu belegen vorgeschlagen habe (48). Ich bin der Ansicht, daß in den in der vorliegenden Arbeit behandelten und in verwandten Fällen die lokomotorische Komponente zum mindesten während der Teilung außerhalb des Kernes, als extranucleäre Centralspindel mit Centriolen an ihren Polen, sich vorfindet und den Ablauf der Kernteilung in besonderer Weise beeinflußt.

---

[1] Ich habe selbst bei *Paramoeba chaetognathi* Centriolen im Kern während des Teilungszustands beschrieben und abgebildet (49, Taf. VIII, Fig. 20*b*). Indessen veranlassen mich weitere, im Gang befindliche Untersuchungen an der Gattung *Paramoeba*, diesen Befund nicht ohne weiteres mit in Vergleich zu ziehen.

Auf die Geschichte der Untersuchungen in dieser Richtung bin ich in meiner eben genannten Schrift näher eingegangen; ich wiederhole hier kurz, daß grundlegende Beobachtungen von Grassi und A. Foà an *Joenia annectens* aus dem Jahre 1904 herstammen, denen weitere von A. Foà an *Trichonympha* sich anschließen, daß Prowazek gleichzeitig an *Trichomastix lacertae* weniger klare Resultate erzielte, während Dobell 1909 den Vorgang an Trichomonaden der Frösche und Kröten genau studierte; es folgen sodann meine eigenen Untersuchungen an der Gattung *Lophomonas*. Aus der neuesten Zeit liegen Angaben von Jollos an *Trichomonas lacertae*, sowie die eben erschienenen Untersuchungen Kuczynskis an *Trichomonas caviae*, *Tr. muris* und *Tr. augusta* vor.

Das Wesentliche an dem Kernteilungsvorgang, den ich jetzt ins Auge fasse und dem ich im Laufe meiner Untersuchungen an parasitischen Flagellaten mehrfach begegnet bin, besteht darin, daß zur Zeit, wo der Kern sich zur Teilung anschickt, außerhalb desselben ein stäbchenartiges, aus Fibrillen zusammengesetztes Gebilde auftritt, die Centralspindel, an deren Polen in günstigen Fällen Centriolen nachweisbar sind und welches Gebilde früher oder später mit dem Kern tangential in Berührung tritt (*Lophomonas*), oder in eine Vertiefung des Kernes versenkt wird (*Joenia*, Cysten von *Lophomonas*, *Devescovina*). Bei Trichomonaden nimmt nach Dobell die Spindel durch Teilung des Blepharoblasten ihren Ursprung, welchen Vorgang ich weiter unten kritisch besprechen werde; der Blepharoblast wird von Dobell, entsprechend den Ideen von Hartmann und Prowazek mit den Centriolen homologisiert und die Spindel ist als eine Centrodesmose aufzufassen. Bei *Joenia* erscheint die Spindel zwischen den frühzeitig in Zweizahl vorhandenen Blepharoblasten (»batacchii«). Doch läßt es Grassi unentschieden, ob die Spindel eine Desmose des Blepharoblasten ist oder nicht: manchmal scheint die Spindel in einer andern Ebene als der, welche die Blepharoblasten beherbergt, aufzutreten (38, S. 731). Die Gattung *Devescovina*, welche, wie früher gesagt, systematisch an Trichomonaden sich anschließt, erlaubt uns, dieser Frage näher zu treten: nach meinen Beobachtungen teilt sich der große Blepharoblast in diesem Fall durchaus selbständig, seine Teilungsfigur findet sich in einer gewissen Entfernung von der Centralspindel, welche eigene Centriolen aufweist, kurz, Blepharoblastdesmose und Centralspindel sind zwei verschiedene Gebilde (Taf. XIII, Fig. 10, 11 und 7). Die gleiche Unabhängigkeit der Centralspindel vom Blepharoblasten habe ich auch für die Gattung *Parajoenia* konstatiert.

Es ist nun nicht leicht zu sagen, ob dieses in erster Linie für *Devescovina* mit voller Sicherheit festgestellte Verhalten allgemein für extranucleäre Spindeln gilt. Ich neige entschieden zu der Annahme, daß dies der Fall ist und daß lediglich ein räumliches Zusammenfallen von Blepharoblastdesmose und Centralspindel bei Objekten, welche weniger günstige Bedingungen für das Studium darbieten als *Devescovina*, das Auffinden des wirklichen Sachverhalts erschwert. Eine Stütze für diese Verallgemeinerung finde ich nach eigenen Beobachtungen bei *Lophomonas blattarum*, wo die jungen Basalkörperchenanlagen sich stets in nächster Nähe der Centriolen und hiermit auch der Spindelpole vorfinden; der I. Teil der vorliegenden »Untersuchungen« bietet Belege genug für dieses Verhalten (über verwandte Fälle dieser Art siehe w. u.). Offenbar ist also in der Flagellatenzelle die Tendenz vorhanden, die Basalorgane sowohl dort, wo sie neu für die Tochtertiere entstehen, als dort, wo sie auf dem Wege der Teilung verdoppelt werden, in der nächsten Nähe der Spindelpole anzubringen, was wohl in manchen Fällen (Trichomonaden, *Calonympha*, *Stephanonympha*) zu einer Deckung von Centriolen und Blepharoblasten führen dürfte. Auf die Schwierigkeit der diesbezüglichen Beobachtungen weist ganz neuerdings KUCZYNSKI hin; an Trichomonaden hatte dieser Autor die Teilung des Basalkörpers (= Blepharoblast DOBELLS) sowie das Auftreten zwischen beiden Basalkörpern eines anfangs nur schwach färbbaren, schnell aber an Stärke und Tingierbarkeit zunehmenden Bandes, einer »Centrodesmose«, beobachtet. »Die feineren Vorgänge, die sich dabei im Basalkörper abspielen, entziehen sich bisher der mikroskopischen Analyse« (54, S. 179). Auch diese neuesten Beobachtungen lassen für die von mir ausgesprochene Vermutung Raum. Ich vertrete somit gegenwärtig, wenn auch nur unter hypothetischer Begründung, einen einheitlichen Standpunkt in der Bewertung der stabartigen Spindel, während ich in meiner zusammenfassenden Darstellung aus dem Jahre 1912 einfach die beobachteten Tatsachen registrierte und auf einen Versuch, zwischen den verschiedenen Fällen Übereinstimmung zu finden, verzichtete (48, S. 11, 12, 13).

Die extranucleäre Spindel stehe ich nicht an mit der innerhalb vieler Protozoenkerne auftretenden Centrodesmose zu homologisieren. Ich erinnere namentlich an die Befunde von HARTMANN und CHAGAS an *Spongomonas uvella* (42), an einige Beobachtungen derselben Autoren bei *Amoeba hyalina*[1], an die zuverlässigen Bilder von ALEXEIEFF

[1] Vgl. HARTMANN und CHAGAS, Über die Kernteilung von *Amoeba hyalina* Dang. Mem. Inst. Osw. Cruz. T. II. 1910.

bezüglich von *Malpighiella* spec. (8) und ganz besonders an das vom gleichen Autor während der multiplen Teilung von *Trypanosoma lewisi* beobachtete Stadium, wo innerhalb des Kernes eine deutliche Centrodesmose mit Centriolen neben einer senkrecht dazu angeordneten Äquatorialplatte sich vorfindet (5, Fig. 1, 9, S. XXXI). Meiner Ansicht nach sind die Centralorgane des Kernes bzw. die lokomotorischen Komponenten Hartmanns in dem einen Fall innerhalb, in dem andern außerhalb des Kernes befindlich, was ja naturgemäß für den Verlauf der Kernteilung nicht gleichgültig ist und in dem letztgenannten Fall eben den hier näher betrachteten Kernteilungsmodus, den Grassischen Typus, bedingt. Ich sehe übrigens, daß Hartmann neuerdings die in Rede stehenden Vorgänge in gleichem Sinne berücksichtigt und als fünften Typ den von ihm unterschiedenen Kernteilungsarten bei Flagellaten angliedert (43, S. 1183).

Was den weiteren Verlauf der Kernteilung anbetrifft, so ist dieselbe charakterisiert durch das Wachstum der mehr oder weniger stabförmigen Centralspindel in die Länge und, wenigstens in den mir aus persönlicher Anschauung bekannten Fällen, durch das Erhaltenbleiben der Kernmembran auf sämtlichen Stadien. Nach Dobell freilich soll bei *Trichomastix batrachorum* die Kernmembran sich fühzeitig auflösen; nach Jollos kann dieselbe bei *Trichomonas*-Arten »erst auf einem relativ späten Stadium schwinden«. Eine vollkommene Übereinstimmung mit eigenen Beobachtungen erblicke ich in dem von Kuczynski an Trichomonaden erzielten und ausdrücklich hervorgehobenen Resultat, daß »der gesamte Vorgang der Kernteilung entgegen den Behauptungen der früheren Autoren sich ausnahmslos innerhalb der Kernmembran abspielt« (54, S. 184). Demnach bestehe ich auch heute, trotz der von Alexeieff inzwischen geäußerten Zweifel (8, S. 357), auf meiner im Jahre 1912 ausgesprochenen Meinung, daß das konservative Verhalten der Kernmembran für den in Rede stehenden Kernteilungstypus durchaus charakteristisch ist.

Stets sind zwischen dem Kern und der Spindel nähere Beziehungen vorhanden, die sich in der gegenseitigen Lage dokumentieren, was freilich im einzelnen Variationen darbietet: bei manchen Gattungen ist die Spindel, wie schon gesagt, in den Kern eingesenkt, was an das Verhalten bei *Noctiluca* erinnert (*Joenia*, *Devescovina*, Cysten von *Lophomonas blattarum*), in andren Fällen umspannt die Spindel den Kern bogenförmig (*Lophomonas*, *Trichonympha* [?]), schließlich kann der Kern eine lineare Kante ausbilden, mit welcher er sich der Spindel dicht anschmiegt (*Calonympha*, *Stephanonympha*). Durch die stab-

förmige Spindel gewissermaßen zusammengehalten wölbt sich der Kern mit seiner übrigen Peripherie gelegentlich auffallend vor.

Die Ausbildung der chromatischen Figur zeigt sich je nach den Gattungen recht verschieden, sind doch die hier in Betracht kommenden Kerne auch im Ruhezustand zum Teil sehr abweichend konstituiert. Weite Verbreitung scheinen deutliche kornförmige Chromosomen zu haben (*Trichomonas*, *Trichomastix*, *Lophomonas*, *Devescovina*, *Stephanonympha*). Die Herausdifferenzierung der Chromosomen aus dem Ruhekern ist sehr schwer zu verfolgen; neuerdings konnte KUCZYNSKI diesen Vorgang der Konzentration des zunächst diffus auf einem achromatischen Reticulum verteilten Chromatins bei Trichomonaden verfolgen. Nach ihm handelt es sich um acht Chromosomen, die die Gestalt eines kurzen Stäbchens besitzen und aus zwei hintereinander liegenden Granula sich zusammensetzen. Bemerkenswert in dieser Hinsicht ist es, daß ich bei *Lophomonas blattarum* während der Vorbereitung zu Encystierung, welcher Vorgang mit einer Kernteilung verbunden ist, mit absoluter Bestimmtheit acht große, kornförmige Chromosomen feststellen konnte. Weniger übersichtlich waren die Verhältnisse während der Teilungen im vegetativen Stadium, wo bis 16 chromatische Körner beobachtet wurden. Es ist sehr fraglich, habe ich in meiner *Lophomonas*-Arbeit geschrieben, »ob man die Körner als echte Chromosomen auffassen darf« (46, S. 269). Man vergleiche hierzu die »Prächromosomes« ALEXEIEFFS bzw. die »Chromiolen« NÄGLERS bei *Chilomonas paramaecium*. *Calonympha* weist vier bis fünf deutliche bandförmige Chromosomen auf; diese länglichen Elemente erleiden in der Folge eine Verkürzung. Anscheinend zu keiner Sonderung in Chromosomen kommt es bei der Gattung *Joenia*; der Kern dieser Gattung ist während der Vorbereitung zur Teilung charakterisiert nach GRASSI und FOÀ durch den Besitz eines kontinuierlichen chromatischen Fadenknäuels, welcher später auf die beiden Tochterkerne einfach verteilt wird, wobei die beiden Fadenknäuel durch einen lang sich ausziehenden und schließlich an einem Punkt durchreißenden Faden verbunden erscheinen. Eine Längsspaltung der Chromosomen habe ich bei *Calonympha* angedeutet gefunden. KUCZYNSKI beschreibt eine solche für Trichomonaden. Typisch für die späteren Anaphasen von Trichomonaden, *Devescovina* und *Lophomonas blattarum*, ist das Zusammentreten der Chromosomen zu einigen wenigen — die Zahl vier dürfte wohl vorherrschen oder überhaupt ausschließlich gelten — »chromatischen Streifen«, wie ich sie genannt habe, Gebilden, welche gegen das außerhalb des Kernes gelegene Centriol bzw. gegen den Pol der extranucleären Spindel konvergieren.

Nach Kuczynski beruht dieser Vorgang vermutlich auf einer Vereinigung »von je zwei der acht Chromosomen auf dem Stadium der Äquatorialplatte«, wodurch vier Doppelchromosomen entstehen, welche der Längsspaltung unterliegen (54, S. 183). Da jedes Chromosoma der Trichomonaden nach diesem Autor aus zwei Granula besteht, so hätten wir die Zusammensetzung eines »chromatischen Streifens« aus vier Granula vor uns. Die weitgehende Übereinstimmung im Verhalten der chromatischen Figur bei *Lophomonas blattarum* nach meinen Untersuchungen bzw. bei Trichomonaden betont neuerdings Kuczynski und ich will es nicht in Abrede stellen, daß diese Übereinstimmung nach einer nochmaligen Prüfung der schwierigen Verhältnisse bei *Lophomonas* möglicherweise zu einer vollkommenen wird. Auch bei *Joenia* lassen die in den Telophasen dicht zusammengezogenen Tochterknäuel nach Grassi eine besondere Lage im Kern erkennen, indem sie an dem Punkte der Kernmembran, wo außen der Blepharoblast derselben anliegt, wie angeklebt erscheinen. »I singoli gomitoli dei nuclei neoformati, prima che entrino nella fase di apparente riposo, sono evidentemente raccolti e si direbbero attaccati ciascuno a quel punto della membrana nucleare, al quale corrisponde il batacchio (blefaroplasto)« (37, S. 735).

Zwischen den Polen der extranucleären Centralspindel, welche von Centriolen eingenommen werden, und den innerhalb der persistierenden Kernmembran eingeschlossenen chromatischen Elementen liegen demnach ohne Zweifel bestimmte Beziehungen vor, welche zwar schwer zu analysieren sind, welche aber beweisen dürften, daß die Kernteilung unter dem dirigierenden Einfluß der Centralspindel ihren Ablauf nimmt.

Wie nun aber bei *Spongomonas* z. B. nach Hartmann und Chagas neben der intranucleären Centralspindel (Centraldesmose) eine achromatische Spindel im wahren Sinne während der Teilung auftritt, so dürfte das auch bei den hier in Rede stehenden Kernen mit extranucleären Centralspindeln, von wenigen stark spezialisierten Formen abgesehen, wohl allgemein der Fall sein. Allerdings sind die diesbezüglichen Beobachtungen mit Schwierigkeiten verknüpft, doch liegen bereits von einigen Gattungen sichere Angaben vor. Dobell beschreibt eine deutliche Spindel bei der Teilung von *Trichomonas batrachorum*. Eine innere Spindel, deren Fasern sich mit den Chromosomen verbinden, ist von A. Foà bei *Trichonympha* neben der äußeren Centralspindel beobachtet worden. Die Anordnung der kornförmigen Chromosomen bei *Lophomonas blattarum* (bezüglich ihrer echten Chromosomennatur s. oben) »in von Pol zu Pol ziehenden Reihen«, »welche in ihrer Ge-

samtheit eine spindelförmige Figur darstellen« (46, S. 267), läßt wohl eine spindelartige Ausbildung von Lininfäden vermuten, welche von mir allerdings nicht festgestellt worden ist. KUCZYNSKI hatte in seltenen Fällen bei Trichomonaden eine Spindel gesehen, deren zarte Fibrillen sich zwischen den Polen und den Chromosomen ausspannen (54, S. 184, Taf. XII, Fig. 26). Wohl mit Recht macht dieser Autor auf den Zusammenhang aufmerksam, der zwischen der schwachen Entwicklung der Spindel und dem Ablauf der gesamten Kernteilung innerhalb der Kernmembran bestehen dürfte.

Nur von nebensächlichem Interesse ist die Beobachtung, daß die beiden Tochterkerne längere Zeit hindurch durch einen Faden, welcher wohl sicher auf dem Wege des Sich-ausziehens der Kernmembran entsteht, miteinander verbunden bleiben wie z. B. bei *Lophomonas blattarum* (46, Taf. VII, Fig. 10, *d*); der Faden pflegt parallel zur Centralspindel sich auszuspannen. In schwer zu analysierenden Fällen kann es zu einer Verwechslung zwischen beiden Gebilden kommen. Im übrigen kommen derartige Strukturen auch sonst bei der Teilung von Protozoenkernen vor und bieten für die uns interessierende Frage nichts Spezifisches.

Im idealen Fall würde demnach die Kernteilung bei Flagellaten nach dem von mir als GRASSIscher Typus unterschiedenen Vorgang summarisch wie folgt verlaufen: Die Kernmembran bleibt während aller Stadien erhalten; außerhalb des Kernes differenziert sich eine stabförmige Centralspindel mit Centriolen, welche in die Länge wächst und direkte Beziehungen zur Kernteilung aufweist, hingegen unabhängig ist von der selbständig und meist gleichzeitig verlaufenden Desmose des Blepharoblasten; innerhalb der Kernmembran entwickelt sich eine Lininspindel, welche an die Chromosomen herantritt; die Ausbildung der chromatischen Figur ist sehr wechselnd[1].

Das wesentlich neue in der eben skizzierten Auffassung gegenüber z. B. der Darstellung, welche DOBELL für Trichomonaden entwirft und welche neuerdings von KUCZYNSKI, wenn auch mit einiger Reserve,

---

[1] Mit dem gleichen Kernteilungstypus hatte naturgemäß KUCZYNSKI bei Trichomonaden sich zu beschäftigen gehabt. KUCZYNSKI weist darauf hin, daß HARTMANN diesen Kern- bzw. Kernteilungstypus von dem einfachen bläschenförmigen Caryosomkerne ableitet, durch das Heraustreten des Zentrums aus dem Caryosom in die Kernmembran und schließlich in das Protoplasma (54, S. 190). Leider unterläßt es KUCZYNSKI hervorzuheben, daß ich bereits vor HARTMANN die Eigenart dieses Kernteilungstypus unter kritischer Heranziehung sämtlicher bekannten Fälle im gleichen Sinne ausdrücklich betont und eine Bezeichnung für diesen Typus in Vorschlag gebracht habe. Meine diesbezügliche Abhandlung ist KUCZYNSKI offenbar unbekannt geblieben.

wiedergegeben wird, besteht in der von mir behaupteten Selbständigkeit der außerhalb des Kernes befindlichen Centralorgane (Centralspindel und Centriolen) in Rücksicht auf die Basalorgane (Blepharoblast bzw. Basalkörner). Diese Autonomie der Centralorgane, welche im engsten Anschluß an die Vorgänge bei *Devescovina* abgeleitet wurde, erscheint durchaus plausibel, wenn man Flagellatenkerne ins Auge faßt, welche intranucleäre Centralorgane aufweisen. Die bei der Teilung des Kernes von *Spongomonas splendida* (nach Hartmann und Chagas) innerhalb der Kernmembran polar auftretenden Centriolen haben mit dem Diplosom, in welchem die zwei Geißeln wurzeln, nichts Gemeinsames (Textfig. 17 *a*). Allerdings scheinen nach der Teilung des Diplosoma die beiden Basalkörner an die Pole der ihre Lage inzwischen wechselnden Kernspindel zu gelangen, wo sie in der unmittelbaren Nachbarschaft der Centriolen zu liegen kommen (Textfig. 17 *b*). Diese Deutung der Fig. 23, Taf. V von Hartmann und Chagas (42) halte ich für wahrscheinlicher, als die von den beiden Autoren vertretene Ansicht, wonach die Geißeln aus den Centriolen neu hervorsprossen (die in Textfig. 17 *a* abgebildeten alten Geißeln sollen nach den Autoren abgestoßen werden, was ich mir aber zu bezweifeln erlaube[1] (vgl. 42, S. 82). Meine Vermutung bezüglich des Zusammenfallens der Basalkörner mit den Spindelpolen stütze ich durch eine analoge Beobachtung Alexeieffs an *Monas vulgaris* (1, S. 99, Textfigur 1 *a* und *b*). Des weiteren ist die Centrodesmose



Textfig. 17.
Spongomonas splendida Stein. Kernteilung. Nach Hartmann und Chagas.

[1] Bezüglich der Geißeln schreiben die beiden Autoren: »Bei der Fortpflanzung werden auch hier die Geißeln stets abgeworfen; wenigstens ist bei den meisten Teilungsstadien keine Spur einer Geißel zu beobachten, vor allem nie in den früheren Stadien. Wenn in späteren Stadien solche vorkommen, dann handelt es sich aber, wie wir noch sehen werden, um Neubildung« (43, S. 79). Demgegenüber muß ich aus eigener Erfahrung betonen, wie leicht die Geißeln, namentlich bei der jetzt vorherrschend angewandten Eisen-Haematoxylinmethode, im Präparat übersehen werden können.

innerhalb des Kernes von *Trypanosoma lewisi* bei multipler Vermehrung nach Alexeieff vollständig unabhängig von der bei der Teilung des Blepharoblasten entstehenden Desmose. Man denke sich die Centralorgane, die in den beiden Fällen (*Spongomonas* bzw. *Trypanosoma*) typisch und deutlich innerhalb des Kernes auftreten[1], extranucleär versetzt und man erhält den Grassischen Modus der Kernteilung.

An dieser Stelle kann ich mir nicht versagen, auf eine allerdings nur flüchtig hingeworfene Bemerkung in der Arbeit Kuczynskis hinzuweisen, welche die Funktion des Blepharoblasten (oder wie Kuczynski ihn nennt, des »Basalkörpers«) bei Trichomonaden präzisieren soll. Nach dem Hervorheben der Beziehungen des Blepharoblasten zu den Geißeln, dem Randfaden der undulierenden Membran usw., sagt der Verfasser: »Außerdem dient er in seiner Gesamtheit (?) oder mit einem Teile als Centriol für den sich teilenden Kern« (54, S. 156). Das Fragezeichen stammt nicht von mir und auf dieses lege ich eben Gewicht. Die Übereinstimmung mit meinem Gedankengang ist offensichtlich und um so mehr zu bewerten, als dem Autor bei der Abfassung des zitierten Passus die Tatsachen, die ich als Ausgangspunkt benützt habe, kaum präsent waren.

Im Vorstehenden habe ich in erster Linie die Selbständigkeit der Centralorgane gegenüber den Blepharoblasten bzw. Basalkörpern zu belegen gesucht, gleichzeitig aber bereits hervorgehoben, daß die sich teilenden Basalorgane nachträglich mit den Spindelpolen zusammenfallen, — man beachte wohl, daß darin kein Widerspruch besteht! Bei der Wichtigkeit dieses letzteren Verhaltens für die von mir gegebene Deutung des Verlaufes der Grassischen Kernteilung, führe ich noch weitere Beispiele in diesem Sinne an. »So beobachtete schon Franca und Athias an *Trypanosoma rotatorium* der *Hyla arborea*, daß die geteilten Blepharoblastkerne (!) an die Pole der Spindel des Hauptkernes rücken und so eine Art centrosomale Wirkung ausüben; doch die Autoren weisen auch darauf hin, daß es nicht die einzige Funktion des Blepharoblastes ist und deshalb dem Centrosom nicht ganz entspricht« (zitiert nach Rosenbusch, S. 290). Rosenbusch hatte die gleichen Vorgänge bei den runden Formen der *Haemoproteus*- und *Trypanosoma lewisi*-Kulturen nachgewiesen, in denen während der Spindelbildung des Karyosoms die Blepharoblastkerne auseinandergehen und sich in der

[1] Ein neuer sehr klarer Fall intranucleärer Centralspindel liegt bei *Polytoma uvella* nach Untersuchungen von Entz jun. vor; in Meta- und Anaphasen glaubt man sogar eine täuschende Ähnlichkeit mit dem Grassischen Typus zu finden, der Unterschied ist aber doch ein prinzipieller (vgl. 28, Tafelfig. 1, 4, 5).

Nähe der Pole des Hauptkernes lagern (74, Taf. XXVI, Fig. 50 bis 52). Man beachte auch das oben für *Lophomonas blattarum* nach eigenen Beobachtungen Gesagte, wo es sich freilich nicht um in Teilung begriffene, sondern für die Tochtertiere neu entstehende Basalkörperanlagen handelt.

Es fehlt demnach nicht an Tatsachen, welche beide von mir im Grassischen Typus geforderten Momente stützen würden: die Autonomie der extranucleären Centralorgane und das vielfach vorauszusetzende, räumliche Zusammenfallen der sich teilenden Basalorgane mit den ersteren. Und so denke ich, daß die hier entwickelte Beurteilung scheinbar heterogener Vorgänge von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus jetzt bereits genügende Begründung erfahren hatte. Will man aber die von mir hypothetisch vorgebrachte Deutung leugnen, so bleibt nichts übrig, als die Homologie zwischen dem Blepharoblasten von *Devescovina* und demjenigen (bzw. »Basalkörper«) von Trichomonaden in Abrede zu stellen; der Blepharoblast von *Devescovina* müßte in diesem Fall ein Organell für sich sein, etwa ein zweiter Kern, eine Auffassung, zu der ich mich zur Zeit nicht entschließen kann.

Eine noch zu untersuchende Frage in dem hier diskutierten Kernteilungstypus ist der erste Ursprung der stets extranucleär beobachteten Centralspindel. Ist diese letztere doch vielleicht in ihrer frühesten Anlage intranucleär? Die diesbezüglichen Untersuchungen sind außerordentlich schwierig, und eine Antwort wird wohl noch lange Zeit auf sich warten lassen. Für unsre Zwecke einer vergleichenden Betrachtung bleibt aber, abgesehen davon, wie die Entscheidung ausfällt, der besondere Charakter der Grassischen Mitose stets genügend gekennzeichnet.

Daß das hier im Anschluß an *Devescovina* entworfene Bild bei strenger Anwendung auf die übrigen in Betracht kommenden Fälle noch einer Nachforschung bedarf, mag nochmals betont werden. Doch sei unter Voraussetzung der Gültigkeit der obigen Regel, was die Autonomie der Centralorgane anbetrifft, die Frage aufgeworfen, wie sind unter diesen Umständen die bei der Teilung der Akaryomastigonten von *Calonympha* zutage tretenden Desmosen, welche denjenigen der Karyomastigonten anscheinend durchaus gleichen, aufzufassen? Wenn es sich im letztgenannten Fall um eine vom autonomen Centralorgan gebildete Spindel handelt, deren Polen die Teilprodukte der Blepharoblasten bloß anliegen, so muß wohl das gleiche für die Akaryomastigonten-Spindel gefordert werden; mit andern Worten, in den Akaryomastigonten läge ein extranucleäres Centralorgan (neben dem

Blepharoblasten) ohne Kern vor, d. h. in der Terminologie HARTMANNS, die bloße lokomotorische Komponente eines Kernes bzw. ein reduzierter Kern, der unter den Begriff der Energide sich einreihen ließe.

Einkernige Zustände von *Calonympha* sind mir unbekannt geblieben; dennoch dürfte wohl sicher anzunehmen sein, daß derartige Zustände vorkommen müssen. In diesem Fall ist es ferner unwahrscheinlich, daß eine Differenzierung in Karyo- und Akaryomastigonten von Anfang an vorläge. Vielmehr dürfte das mit dem letzteren Namen belegte Gebilde, dessen Grundlage — der Annahme nach — von Blepharoblast + Centriol als wesentlichen Bestandteilen gebildet wird, durch Teilung der entsprechenden Organellen der noch nicht differenzierten Zelle ohne gleichzeitige Kernteilung seinen Ursprung genommen haben. Von dem zugehörigen Plasma in Spindelform sowie vom Parabasalapparat ist hier der Einfachheit halber, und da etwas Positives nicht bekannt, Abstand genommen worden. Es würde in diesem Fall unzweifelhaft eine gewisse Parallele zu den Teilungen des Blepharoblasts bei dem bekannten Vorgang der Geißelbildung bei *Trypanosoma noctuae* nach SCHAUDINN vorliegen. Auch ein entfernterer Vergleich, die Vermehrung des Centrosomas während der Verwandlung der Spermatiden in Spermien, wäre hier vielleicht zu berücksichtigen. Doch müssen zunächst die Tatsachen eine festere Basis abgeben, bevor an ein weiteres Ausspinnen der hier angedeuteten Homologien zu denken wäre. Auf jeden Fall verdienen Formen wie *Calonympha* unser volles Interesse.

Wie sich nun auch die noch nicht für sämtliche hier in Betracht kommenden Gattungen analysierten Verhältnisse (Beziehung der Blepharoblastdesmose zur Centralspindel) in der Zukunft gestalten mögen, sicher bleibt es jetzt schon, daß bei den Trichomonaden, Devescovinen, Calonymphiden und Hypermastiginen ein besonderer Kernteilungstypus vorliegt, welcher durch den Besitz einer extranucleären Centralspindel charakterisiert ist. Ich habe in meiner schon mehrfach genannten Schrift darauf aufmerksam gemacht, daß »das Auftreten der extranucleären Spindel während der Kernteilung sich bei den Gattungen konstatieren läßt, welche mit einem Achsenstab bzw. dessen Homologa versehen sind« (48, S. 18, 19). Dieser Satz wurzelt zunächst in den Untersuchungen von GRASSI und FOÀ an *Joenia*; ausgesprochen konnte er werden erst auf Grund weiterer Studien, an denen u. a. ich mich selbst beteiligt habe und welche in den vorliegenden Untersuchungen niedergelegt sind. Die uns hier interessierende Frage ist von mir in der eben genannten

Schrift ausführlich diskutiert worden, und es mag im wesentlichen auf das dort Gesagte verwiesen werden. Ich wiederhole nur, daß bei der negativen Fassung des obigen Satzes — d. h. Flagellaten ohne Achsenstab wiesen intranucleäre Centralspindeln auf — oder, was bei der Schwierigkeit des Nachweises intranucleärer Centren geeigneter ist, wiesen keine extranucleären Spindeln auf —, volle Bestätigung für dessen Gültigkeit in sämtlichen genauer untersuchten Fällen sich ergibt; es mögen die Gattungen *Euglena*, *Spongomonas*, *Copromonas* (*Scythomonas*) *Chilomonas*, *Haematococcus*, *Trypanosoma*, *Bodo* (*Heteromita*) und *Trypanoplasma* genannt werden. Speziell in bezug auf *Trypanosoma* erwähne ich die deutliche intranucleäre Centrodesmose im Kern von *Trypanosoma lewisi* nach Alexeieff (7). Es kann mir vielleicht eingewendet werden, Alexeieff hätte zugleich Blepharoblastdesmosen abgebildet, die meinen extranucleären Centralspindeln entsprächen. Darauf habe ich zu erwidern, daß ich die Blepharoblastdesmose bei *Trypanosoma* mit dem gleichen Gebilde von *Devescovina* homologisiere, nicht aber mit der Centralspindel im letztgenannten Fall; die gleiche Erklärung habe ich bereits bei Gelegenheit der Besprechung der Kernteilung von *Leptomonas drosophilae* abgegeben (48, S. 22). Damit steht es im Zusammenhang, daß ich den »Axoplast« im letztgenannten Fall, ferner das »Rhizostyl« (Alexeieff) bei *Herpetomonas muscae domesticae*, sowie auch die »benderella subassile contrattile« von *Dinenympha* nicht als Homologa des Achsenstabs in streng morphologischem Sinne — im Gegensatz zu Alexeieff — auffasse. Alle diese Gebilde haben die gleiche oder annähernd gleiche Funktion zu verrichten, nämlich diejenige eines Stützorganells; es ist aber interessant zu beobachten, wie die Natur sich verschiedener Wege bedienen kann, um ähnliche Strukturen zustande zu bringen.

Daß die Zahl derjenigen Fälle, die den von mir ausgesprochenen Satz in seiner negativen Fassung bestätigen, nach neuesten Untersuchungen seit dem Erscheinen meiner Schrift sich vermehren läßt, ist leicht zu belegen. Ich verweise u. a. auf die nach Euglenentypus verlaufende Kernteilung von *Anisonema grande* nach Alexeieff (8), auf den gleichen Vorgang bei *Cryptobia Dahli* (*Trypanoplasma intestinalis*), bei *Chilomastix Caulleryi*, bei *Herpetomonas muscae domesticae*, bei *Rhynchoidomonas luciliae* und bei *Monas vulgaris* nach demselben Autor (7). Ferner sind zu nennen: die durch das Auftreten der eigentümlichen »Basalplatten« charakterisierte Kernteilung von *Monas gelatinosa* nach Nägler (66), die Vorgänge bei der Gattung *Trypanoplasma* nach erneuten Untersuchungen von Martin (60), sowie bei *Monas termo* nach

dem gleichen Autor (61), *Polytoma uvella* nach ENTZ jun. (28) und *Parapolytoma satura* nach JAMESON (45). In dem von ENTZ studierten Fall von *Polytoma uvella* wird die Teilung des Kernes durch eine Teilung des intranucleären Centriols eingeleitet und die so entstehende Centrodesmose läßt sich vielfach in sehr deutlicher Form nachweisen. Mehrere der Bilder ENTZ' zeigen äußere Ähnlichkeit mit den in vorliegenden Untersuchungen behandelten Kernteilungstypen, der prinzipielle Unterschied ist aber, wie schon oben erwähnt, durch die dauernd intranucleäre Lage der Centrodesmose bei *Polytoma* gegeben.

Mehrfach habe ich auf Grund von eigenen Untersuchungen und im Anschluß an GRASSI hervorgehoben, daß die extranucleäre Centralspindel die Kernteilung gewissermaßen dirigiert — obwohl wir etwas näheres über diese Beziehungen nicht kennen — und daß im Zusammenhang damit die Lage der Spindel in unmittelbarer Nachbarschaft des Kernes im Teilungsvorgang eine durchaus fest normierte ist. In Anbetracht dieser Auffassung kann ich unmöglich JOLLOS zustimmen, der in den von mir als GRASSIschen Kernteilungstypus zusammengefaßten Fällen lediglich eine Übereinanderlagerung der Basalkorn- bzw. Blepharoblastdesmose in bezug auf den Kern erblicken möchte, und die Beziehungen zwischen der »extranucleären Centralspindel« (meiner Ausdrucksweise) und der Kernteilung als bloß scheinbare bezeichnet (52, S. 690). Wer aus eigener Anschauung die tief und deutlich in einer Furche des Kernes eingesenkte Spindel nicht kennt — und nicht alle Gattungen, welche nach dem GRASSIschen Typus sich teilen, lassen diese schwer analysierbaren Verhältnisse ohne weiteres entziffern —, der mag vielleicht zu einer solchen Auffassung sich verleitet fühlen. Für mich ist die stabförmige Spindel der Trichomonaden und Hypermastiginen ein Homologon der vom Kern umfaßten, bzw. in einer starken Einbuchtung des Kernes gelegenen Spindel von *Noctiluca*. Wenn die Übereinanderlagerung von Spindel und Kern nur zufällig wäre, wie ließe sich dann erklären, daß bei *Calonympha* und *Stephanonympha*, die mit sehr zahlreichen Kernen ausgestattet sind, während der Teilung unfehlbar jedem Kern eine extranucleäre Spindel dicht angeschmiegt sich vorfindet? Es müßten wohl Fälle vorkommen, wo die Spindel bzw. Desmose, statt dem Kern dicht angeschmiegt, unabhängig von demselben in einer gewissen Entfernung zu finden wäre; solche Fälle habe ich in meinem verhältnismäßig reichen Material mit Teilungsfiguren nicht ein einzigesmal beobachtet. Die Behauptung von JOLLOS rechnet somit nicht mit Tatsachen. Was die vom gleichen Autor angezeigte Feststellung intranucleärer Teilungscentren bei *Tri-*

chomonas anbetrifft, so suche ich nach einer solchen in der soeben erschienenen Arbeit Kuczynskis vergebens.

Betreffs der Fälle, welche sich nicht unmittelbar in den Rahmen des von mir ausgesprochenen Satzes einfügen lassen und welche einer Nachprüfung bedürfen, verweise ich auf meine Zusammenstellung aus dem Jahre 1912. Leider haben die unbestimmten Angaben, welche ich dort bezüglich von *Oxymonas granulosa* mitgeteilt habe[1], seither, nach erneuter Durcharbeitung meines Materials, an Klarheit nicht viel gewonnen. Dieses Flagellat ist nur ganz außerordentlich selten in günstigen Teilungsstadien zu finden, so daß ich die Frage nach der Natur der Kernteilungsfigur bei demselben zunächst noch offen lassen muß. Die Ergebnisse bei *Cercomonas parva* nach Hartmann und Chagas, ferner bei *Monocercomonas cetoniae* nach Cl. Hamburger bzw. Jollos bedürfen einer Nachprüfung.

Bei Anwendung des oft benützten Vergleichs zwischen dem Achsenstab der Flagellaten und dem Achsenfaden der Spermien darf nicht vergessen werden, daß, bei tierischen Spermien wenigstens, der Achsenfaden nach vollendeter Reifeteilung in der Spermatide aus einem Centriol herauswächst, bei Flagellaten hingegen gerade die die Teilung dirigierende Centralspindel es ist, welche in den Tochtertieren persistiert, Modifikationen erleidet und zu Stützfunktionen herangezogen wird. Ebensowenig läßt sich der Stützfaden in den Spermatozoiden von *Stylorhynchus* etwa nach Léger mit dem Achsenstab der Flagellaten unmittelbar homologisieren.

Daß die eine Zeitlang persistierende fadenförmige Centralspindel zur Grundlage für die Achsenstäbe der Tochtertiere wird, erachte ich nunmehr namentlich nach den eigenen überzeugenden Bildern von *Devescovina* als ausgemacht. Die abweichenden Ansichten Kuczynskis bezüglich der Trichomonaden scheinen mir, zum Teil wenigstens, durch Tatsachen nicht genügend bekräftigt. Bereits der einleitende Satz der Kuczynskischen Beweisführung will mir nicht recht einleuchten. »Die Bildung der neuen Achsenstäbe ... vollzieht sich bei den von mir untersuchten Formen in der Regel noch während die Centrodesmose der Basalkörper besteht«. »Schon deshalb erscheint es ganz ausgeschlossen, daß diese mit der Bildung der Axostyle irgend etwas zu tun hat ...« (54, S. 187). Vergleicht man hierzu die von mir für *Devescovina* gegebenen Stadien, so ist, denke ich, der Zusammenhang evident. Ja, gerade nur bei der Persistenz der Desmose (bzw. Central-

[1] In der genannten Schrift noch nicht mit diesem Namen belegt (48, S. 26).

spindel) kann von einer Zurückführung des einen Gebildes auf das andre die Rede sein; sonst hätten wir eben keinen Anhaltspunkt! Die ganze übrige Darstellung KUCZYNSKIS trägt einen außerordentlich reservierten Charakter, so daß sie kaum geeignet ist, die klaren Angaben von DOBELL in Zweifel ziehen zu lassen. So viel ich sehe, sind die jungen Axostyle, welche nach KUCZYNSKIS Meinung aus den »Basalkörpern« selbständig »anwachsen«, nur in Fig. 111, Taf. XVI abgebildet; hier fällt auch der Verlauf des einen Achsenstabes, »kenntlich durch die Reihen von Granula«, genau mit der Richtung der Desmose zusammen; bezüglich des andern Achsenstabes scheint das nicht der Fall zu sein, doch kann man derartige Fragen nicht an einem Exemplar — in Anbetracht der häufigen Deformationen, welche Ausstrichpräparate bieten — entscheiden. In zwei Figuren, wo nach Angaben des Verfassers die Achsenstäbe im Präparat deutlich zur Darstellung gelangten, »mußte auf ihre Wiedergabe verzichtet werden« (S. 188, Fig. 110 und 113, Taf. XVI). Dies ist nicht der direkteste Weg, um den Gegner zu überzeugen.

Nicht uninteressant ist es, hier nochmals besonders zu erwähnen, daß sämtliche Gattungen, welche den hier näher beleuchteten Kernteilungstypus aufweisen, Parasiten sind. Die im Tierreich, also auch unter den Protozoen weit verbreitete Regel, wonach Parasitismus zu Rückbildungen in der Gesamtorganisation führt, kann hier keine Anwendung finden. Es sind zur Zeit keine freilebenden Formen bekannt, welche an Komplikation des Baues einer *Joenia*, *Parajoenia* oder *Calonympha* zur Seite zu stellen wären. Auch darf, worauf ich noch kurz zurückkomme, in der besonderen Kernteilungsart dieser und verwandter Parasiten entschieden ein fortschrittlicher Typus unter Flagellaten erkannt werden.

Wie ich schon in meiner zusammenfassenden Publikation hervorgehoben habe, fasse ich den Besitz intranucleärer Centralorgane, welche in primitiver Form niederen Flagellaten sowie Amoeben zukommen, als einen ursprünglichen Zustand auf und befinde mich dabei in Übereinstimmung mit R. HERTWIGS Ansichten. Es war meines Erachtens bei höheren Flagellaten das »Bedürfnis« nach inneren Stützstrukturen, welches auf den Kernteilungsmodus prinzipiell umgestaltend gewirkt hatte, indem die intranucleären Centren den Kern verlassen haben und bei der Teilung eine extranucleäre stabförmige, dem Kern sich anschmiegende Centralspindel abgaben, welche ihrerseits in der Folge als Grundlage der Achsialstrukturen Verwendung finden konnte. Im einzelnen braucht freilich der hier skizzierte Zusammenhang nicht stets

unmittelbar verwirklicht zu sein: so behält in den Cysten von *Lophomonas*-Arten der Kern den ererbten Teilungsmodus bei, obschon die Spindel zu keinen strukturellen Zwecken Verwendung findet und unmittelbar nach der ersten Teilung einem neuen Teilungsschritt zu weichen hat.

Ohne Zweifel liegt in den untersuchten Fällen ein besonderer Kernteilungstypus vor, den ich in Rücksicht auf Grassis Verdienste um die Analyse desselben als Grassischen Kernteilungstypus zu unterscheiden vorgeschlagen habe. Ich zweifle nicht, daß weitere Studien an parasitischen Flagellaten die Eigenart dieses von mir näher gekennzeichneten Typus befestigen werden. Während das Verhalten der Centriolen und der Centralspindel — also wohl eines wesentlichen Bestandteils der achromatischen Figur — große Konstanz bei dem in Rede stehenden Typus aufweist, treten in bezug auf den chromatischen Teil der Kernteilungsfigur sehr mannigfache Zustände, wie kontinuierlicher Chromatinfaden, kornförmige bzw. bandförmige Chromosomen, zutage. Vielleicht werden Untersuchungen in dieser Richtung auf Grund eines ausgedehnteren Tatsachenmaterials für eine stammesgeschichtliche Bewertung des Kernteilungsvorganges sich nicht unfruchtbar erweisen.

5. Über die Natur des Blepharoblasten.

Unter den in vorliegender Arbeit untersuchten Formen sind Blepharoblaste beobachtet worden bei *Devescovina*, *Foaina*, *Calonympha*, *Stephanonympha* und *Parajoenia*. Doch tragen die Blepharoblaste nicht überall die gleiche Struktur zur Schau und es muß späteren Untersuchungen überlassen werden, sichere Anhaltspunkte bezüglich einer Sonderung nicht homologer Gebilde festzustellen. Einstweilen empfiehlt es sich, alle diese mit Geißelinsertion in Beziehung stehenden Organellen als Blepharoblaste zu bezeichnen und die zwischen den einzelnen Formen bestehenden Differenzen zu registrieren.

Während die Gattung *Devescovina*, welcher sich in dieser Hinsicht *Foaina* und *Parajoenia* eng anschließen, einen bläschenförmigen, von eigener deutlicher Membran umgrenzten und einige färbbare Körnchen im Innern führenden Blepharoblast aufweist, beobachten wir an der Geißelbasis von *Calonympha* und *Stephanonympha* einen anscheinend kompakten, nicht regelmäßig begrenzten, mit Eisen-Haematoxylin[1] (nicht aber mit Delafields Haematoxylin) sich intensiv und undifferenzierbar färbenden Körper. Der bläschenförmige Charakter des

[1] Nach Vorbehandlung in Sublimat.

Blepharoblasten im erstgenannten Fall ließe eventuell eine Diskussion über dessen Kernnatur aufkommen. Doch nehme ich überhaupt bezüglich der Deutung des Blepharoblasten als Kinetonucleus einen abwartenden Standpunkt ein und würde speziell im vorliegenden Fall zur Begründung einer solchen Deutung verlangen, daß der Nachweis nucleären Ursprungs des Blepharoblasten erbracht werde, wozu sich mir im Verlauf meiner Untersuchungen keine Gelegenheit geboten hatte. In dem zweiten der hier unterschiedenen Fälle macht der Blepharoblast den Eindruck, als ob er durch eine innige Aneinanderlagerung, durch »Verbackung« gewissermaßen mehrerer Basalkörner entstanden wäre, woraus sich seine unregelmäßige äußere Begrenzung erklären würde. Nicht gleichgültig für diese Vermutung ist der Umstand, daß aus einem jeden Blepharoblasten bei *Calonympha* (wenigstens in den Caryomastigonten) und *Stephanonympha* vier Geißeln entspringen.

Direkte Beziehungen zwischen Blepharoblast und Geißeln sind vorhanden bei *Devescovina*, *Foaina*, *Calonympha* und *Stephanonympha*. Bei *Parajoenia*, mit ihren flächenhaft verteilten überaus zahlreichen Geißeln, ist ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen Blepharoblast und Geißeln von vornherein ausgeschlossen; immerhin scheinen die früher genannten zwei Hauptzüge der Geißelinsertionsstellen deutlich gegen den Blepharoblasten zu konvergieren.

Bei den Arten der Gattung *Trichomonas*, welche Form nach den obigen Ausführungen mit *Devescovina* sicher verwandt ist und deshalb hier Interesse verdient, kommen allem Anschein nach verschiedene Übergangsstufen zwischen den bläschenförmigen und kompakten Blepharoblasten vor. Es dürfte aber doch diese letztere Art überwiegen, und manche Autoren reden direkt von Basalkörnern. Prowazek berichtet über die Insertion der Geißeln bei *Trichomastix lacertae* Bütschli folgendermaßen: »Sie entspringen von einem oberhalb des Kernes ziemlich terminal eingepflanzten Basalkorn, das etwas unregelmäßig, keulenförmig gestaltet ist, während des Lebens nur als eine undeutliche, etwas lichtbrechende Verdichtung zu erkennen ist, an konservierten Präparaten sich aber sehr deutlich mit Eisen-Haematoxylin schwarz färbt. Wegen der unregelmäßigen, keulenförmigen Gestalt des Basalkorns wäre ich geneigt anzunehmen, daß es sich aus drei sich innig verbackenen Körnern zusammensetzt« (70, S. 5). Die Schleppgeißel entspringt von einem besonderen Basalkorn. Dobell konstatiert bei *Trichomastix batrachorum* »a minute granule which stains with chromatin stains very intensely« (23, S. 207); dieses Granulum, das oft diplosomische Struktur aufweist, wird als Blepharo-

blast bezeichnet, und die gleichen Verhältnisse werden für *Trichomonas batrachorum* angegeben. PARISI findet bei *Trichomonas prowazeki* bzw. *Tr. orthopterorum* einen doppelten bzw. zweiteiligen Blepharoblasten; es liegen somit in diesem Fall eher dicht miteinander verbundene Basalkörner vor (67). BENSEN beschreibt bei *Trichomonas vaginalis* zwei an Größe etwas verschiedene Basalkörner; von dem einen aus zieht die undulierende Membran über den Körper, »von dem andern, der wohl aus einer Gruppe von mehreren (3) besteht, gehen die drei vorderen Geißeln ab« (9, S. 122). KUCZYNSKI bezeichnet den Blepharoblasten bei Trichomonaden mit dem indifferenten Namen »Basalkörper«; dieser besteht aus einzelnen Basalgranula bzw. Basalkörnern, welche »in eine gemeinsame Matrix aus besonders dichtem Plasma gehüllt sind«. Einmal wurde der Basalkörper aus zwei Reihen von je drei ganz deutlichen Körnchen zusammengestetzt« beobachtet und dieser Befund mit einiger Wahrscheinlichkeit als »eine Teilung der Basalkörner der drei Geißeln gedeutet (54, S. 156, 157). Nach eigenen Beobachtungen an *Trichomonas batrachorum* dürfte in bestimmten Zuständen wenigstens ein bläschenförmiger Blepharoblast vorkommen; doch muß ich hervorheben, daß der Unterschied zwischen der einen bzw. der andern Form des Blepharoblasten bei Trichomonaden, wie schon angedeutet, sich zu verwischen scheint. Soviel dürfte immerhin aus der vorstehenden Übersicht folgen, daß die Blepharoblaste bei Trichomonaden bzw. *Devescovina* homologe Gebilde sind, woran ich freilich von Anfang an nie gezweifelt hatte, was aber gegenüber möglichen anderweitigen Deutungen betont sein mag.

Bei *Joenia* liegt der Blepharoblast nach GRASSI am Scheitel des Tieres über dem Kern und unmittelbar unter der »area flagellata«; er findet sich inmitten einer geräumigen, glockenförmigen Höhle (»figura come di campana«), weshalb er früher von GRASSI als Glockenschläger bezeichnet worden war (»batacchio«). Bereits im Ruhezustand des Flagellats ist dieser Blepharoblast nach GRASSI verdoppelt. Bezüglich seines Aussehens erscheint der Blepharoblast in diesem Fall als eine cuticuläre Verdickung (»un ispessimento d'aspetto cuticolare« [37, S. 731]).

Die obigen Verhältnisse lassen sich nicht unmittelbar auf die komplizierten Strukturen der Gattungen *Trichonympha* und *Pseudotrichonympha* übertragen. Bekanntlich hatte HARTMANN den Versuch unternommen, das eigentümliche »Kopforgan«, bzw. »tubulo« der früheren Bezeichnungsweise von A. FOÀ, auf einen Blepharoblasten zurückzuführen, gestützt namentlich auf den Umstand, daß von hier aus

sämtliche Cilienreihen des Körpers ihren Ursprung nehmen. Gewisse hypothetische Beziehungen zwischen dem Scheitel von *Lophomonas blattarum* und *Trichonympha*, auf die ich später a. a. O. vielleicht zurückkomme, scheinen innerhalb bestimmter Grenzen für eine solche Art der Ableitung zu sprechen.

Bei den Protomonadinen werden vielfach die Begriffe »Basalkorn« bzw. »Blepharoblast« untereinander verwechselt, so z. B. von ALEXEIEFF bei *Monas vulgaris*, wo beide Gebilde als identisch angesprochen werden (1), ferner von MARTIN bei *Monas termo*.

Die in vielen Fällen nahe liegende Vermutung, daß Basalkörner und Blepharoblast vicariierende Organellen wären, in der Weise, daß eine Summe von Basalkörnern einen Blepharoblasten bildete, läßt sich gegenüber den Tatsachen nicht streng aufrecht erhalten: bei *Lophomonas blattarum* kenne ich freilich neben den zahlreichen Basalkörnern (Diplosomen) keinen Blepharoblasten, anders aber liegen bekanntlich die Verhältnisse bei *Joenia* und *Parajoenia*, und bei den Trypanosomen funktioniert ja neben dem Blepharoplasten ein Basalkorn als die eigentliche Geißelwurzel.

Derart weist schon die obige kurze Übersicht darauf hin, daß ein einheitlicher Begriff des Blepharoblasten erst auf Grund von vergleichenden eingehenden Studien ausgearbeitet werden muß und daß allgemeinere Schlußfolgerungen vorderhand mit Reserve aufzunehmen sind.

Mit den Beziehungen des Blepharoblasten zu den Geißeln hängt es zusammen, daß zwischen diesem Organell und dem Parabasalapparat ein engerer oder lockerer Connex sich nachweisen läßt. Mit der Kernteilung und im Speziellen mit der Spindelbildung hat der Blepharoblast bei *Devescovina* und *Parajoenia* nichts zu tun, er dokumentiert sich als ein reines Bewegungsorganell. Im Lichte der vorliegenden Untersuchungen dürfte eine Homologie zwischen dem Centrosom der Metazoenelle und dem Blepharoblasten wenig wahrscheinlich sein.

Basel, Ende März 1914.

Literaturverzeichnis.

1. A. ALEXEIEFF, Sur la position des Monadiés dans la systématique etc. Bull. Soc. Zool. de France. T. XXXVI. 1911.
2. — Sur la spécification dans le genre Trichomonas Donné. C. r. séances Soc. Biol. T. LXXI. 1911.

3. A. Alexeieff, Notes sur les Flagellés. Arch. Zool. exp. et gen. 5e. Sér. T. VI. 1911.
4. — Sur les Flagellés intestinaux des poissons marins. Ibid. Notes et revue 1. 1910.
5. — Notes sur les Herpetomonadidae. Ibid. Notes et revue. T. IX. 1912. No. 2.
6. — Sur la division du genre Bodo Ehrbg. Arch. f. Protist. Bd. XXVI. 1912.
7. — Introduction à la révision de la famille Herpetomonadidae. Ibid. Bd. XXIX. 1913.
8. — Systématisation de la mitose dite »primitive« etc. Ibid.
9. W. Bensen, Untersuchungen über Trichomonas intestinalis und vaginalis des Menschen. Ibid. Bd. XVIII. 1909.
10. E. Berliner, Flagellatenstudien. Ibid. Bd. XV. 1909.
11. G. Brunelli, Sulla distruzione degli oociti nelle regine dei Termitidi etc. Rend. d. R. Accademia dei Lincei. Vol. XIV. Cl. di sc. fis., mat. e nat. 1905.
12. — Sulla distruzione degli oociti etc. Ibid. Vol. XV. 1906.
13. E. Bugnion, L'imago du Coptotermes flavus etc. Mém. Soc. Zool. de France. 1911.
14. — La différenciation des castes chez les termites. Bull. Soc. Entom. de France. 1913.
15. L. Buscaglioni e S. Comes, La digestione delle membrane vegetali per opera dei flagellati etc. Atti Accad. Gioenia. Ser. 00. Vol. III. 1910.
16. O. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. 1878.
17. — Mastigophora. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I, Abt. 2, 1883—87.
18. — Infusoria. Ibid. Bd. I, Abt. 3. 1887—89.
19. E. Chatton, Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les amoebiens. Arch. zool. expér. et gén. T. VI. 1910.
20. Ed. Chatton et M. Léger, Sur l'axostyle ou l'axoplaste des Trypanosomides des Insectes. C. R. Soc. Biol. T. LXIII. 1911.
21. S. Comes, Riproduzione e morfologia di Dinenympha gracilis. Arch. f. Protist. Bd. XXV. 1912.
22. C. Cl. Dobell, Structure and Life-History of Copromonas subtilis. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. LII. 1908.
23. — Researches on the Intestinal Protozoa of Frogs and Toads. Ibid. Vol. LIII. 1909.
24. — Chromidia and the Binuclearity Hypotheses. Ibid.
25. — On some parasitic protozoa from Ceylon. Spolia zeylanica. Vol. VII. 1910.
26. J. Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena. G. Fischer. 1911.
27. — und O. Koehler, Überblick über den Stamm der Protozoen. In: Handbuch der path. Mikroorg. v. Kolle und Wassermann. 2. Aufl. Jena. G. Fischer. 1912.
28. G. Entz jun., Cytologische Beobachtungen an Polytoma uvella. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1913.

29. A. Foà, Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati. II. Processo di divisione delle Triconinfe. Rend. d. R. Accad. dei Lincei. Cl. d. sc. fis., mat. e nat. Vol. XIII. 1904.
30. — Due nuovi flagellati parassiti. Ibid. Vol. XIV. 1905.
31. S. Frenzel, Leidyonella cordubensis nov-gen. nov. spec. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.
32. H. Gläser, Untersuchungen über die Teilung einiger Amoeben. Arch. f. Protist. Bd. XXV. 1912.
33. B. Grassi, Intorno ad alcuni protisti endoparassitici etc. Atti d. Soc. Ital. di sc. nat. Vol. XXIV. 1882. (Dasselbe in französ. Sprache in: Arch. Ital. de Biol. T. III. 1883.)
34. — Intorno ad alcuni protozoi parassiti delle Termiti. Atti d. Accad. Gioenia di Sc. nat. di Catania. Vol. XVIII. 1885.
35. — Morfologia e sistematica di alcuni protozoi parassiti. Atti d. R. Accad. dei Lincei. Vol. IV. 1888.
36. — e A. Foà, Ricerche sulla riproduzione dei flagellati. I. Processo di divisione delle Joenie. Rend. d. R. Accad. dei Lincei. Cl. sc. fis., mat. e nat. Vol. XIII. 1904.
37. — — Intorno ai protozoi dei termitidi. Ibid. Vol. XX. 1911.
38. — e A. Sandias, Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Con un appendice sui Protozoi parassiti dei Termitidi ecc. Atti d. Accad. Gioenia di sc. nat. di Catania. Ser. IV. Vol. VI e VII. 1893/94. (Dasselbe in englischer Sprache in: Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXXIX, XL. 1896.)
39. Cl. Hamburger, Über einige parasitische Flagellaten. Verh. Naturhist.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. XI. 1911.
40. M. Hartmann, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwigs. Bd. I. 1910.
41. — Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena. G. Fischer. 1911.
42. — und C. Chagas, Flagellatenstudien. Mem. Inst. Osw. Cruz. Bd. II. 1910.
43. — und H. Schüssler, Flagellata. In: Handwörterbuch d. Naturwiss. Bd. III. Jena. G. Fischer 1913.
44. M. Heidenhain, Plasma und Zelle. 2. Lfg. Jena. G. Fischer. 1911.
45. A. P. Jameson, A new Phytoflagellate (Parapolytoma satura n. g., n. sp.) etc. Arch. f. Protist. Bd. XXXIII. 1914.
46. C. Janicki, Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. I. Teil: Lophomonas blattarum Stein, L. striata Bütschli. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.
47. — Zur Kenntnis des Parabasalapparats bei parasitischen Flagellaten. Biol. Centralbl. Bd. XXXI. 1911.
48. — Bemerkungen zum Kernteilungsvorgang bei Flagellaten, namentlich bei parasitischen Formen. Verh. Naturforsch. Ges. Basel. Bd. XXIII. 1912.
49. — Paramoebenstudien. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. CIII. 1912.
50. V. Jollos, Bau und Vermehrung von Trypanoplasma helicis. Arch. f. Protist. Bd. XXI. 1911.
51. — Studien über parasitische Flagellaten. I. Monocercomonas cetoniae n. sp. Ibid. Bd. XXIII. 1911.

52. V. Jollos, Darmflagellaten des Menschen. In: Handbuch der pathog. Mikroorg. 2. Aufl. Bd. VII. Jena. G. Fischer. 1913.
53. S. Kent, A Manual of the Infusoria. London 1880—82.
54. M. Kuczynski, Untersuchungen an Trichomonaden. Archiv für Protist. Bd. XXXIII. 1914.
55. A. Kühn und W. v. Schuckmann, Cytologische Studien an Trypanosomen. Zool. Jahrb. Suppl. XV. Bd. II (Festschrift f. Spengel). 1912.
56. J. Leidy, On Intestinal Parasites of Termes flavipes. Proc. Acad. of Natural Sc. of Philadelphia. 1877.
— The Parasites of Termites. Journ. of Acad. nat. sc. Philadelphia. Vol. VIII. 1881.
57. D. L. Mackinnon, Studies on Parasitic Protozoa I. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. LIV. 1913.
58. — Studies on Parasitic Protozoa II. Ibid.
59. C. H. Martin, A Note on the Protozoa from Sick Soils, with some Account of the Life-Cycle of a Flagellate-Monad. Proc. Roy. Soc. Vol. LXXXV. 1912.
60. — Further Observations on the intestinal Trypanoplamas of Fishes. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol.LIX. 1913.
61. C. H. Martin and M. Robertson, Further Observations on the Caecal Parasites of Fowls, whit Some Reference to the Rectal Fauna of other Vertebrates. Ibid. Vol. LVII. 1911.
62. Fr. Meves, Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.
63. E. A. Minchin, Investigations on the Development of Trypanosomes in Tsetse-Flies and other Diptera. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. LII. 1908.
64. — An introduction to the study of the protozoa with special reference to the parasitic forms. London. Edw. Arnold. 1912.
65. K. Nägler, Ein neuartiger Typus der Kernteilung bei Chilomonas paramaecium. Arch. f. Protist. Bd. XXV. 1912.
66. — Über Kernteilung und Fortpflanzung von Monas gelatinosa. Ibid. Bd. XXVII. 1912.
67. B. Parisi, Su alcuni flagellati endoparassiti. Arch. f. Protist. Bd. XIX. 1910.
68. Fr. Poche, Das System der Protozoa. Ibid. Bd. XXX. 1913.
69. J. F. Porter, Trichonympha, and other Parasites of Termes flavipes. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, Mass. Vol. XXXI. 1897.
70. S. v. Prowazek, Flagellatenstudien. Arch. f. Protist. Bd. II. 1903.
71. — Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamte. Bd. XXII. 1905.
72. Ed. Reichenow, Untersuchungen an Haematococcus pluviatilis nebst Bemerkungen über andre Flagellaten. Ibid. Bd. XXXIII. 1910.
73. M. Robertson and E. A. Minchin, The Division of the Collar-Cells of Clathrina coriacea. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. LV. 1910.
74. F. Rosenbusch, Trypanosomenstudien. Arch. f. Protist. Bd. XV. 1909.
75. Fr. Schaudinn, Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamte. Bd. XX. 1904.

76. G. Senn, Flagellata, in: Engler und Prantls natürlichen Pflanzenfamilien. Lfg. 202 und 203. Leipzig 1900.
77. — Oxyrrhis, Nephroselmis und einige Euflagellaten, nebst Bemerkungen über deren System. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XCVII. 1911.
78. E. R. Whitmore, Prowazekia asiatica. Arch. f. Protist. Bd. XXII. 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki.

Fig. 1. Striatur der Pellicula. Nach gefärbtem Präparat. Vergr. 2200.

Fig. 2, Fig. 3. Sogenannte »breitere« Formen. In Fig. 2 die drei Geißeln nicht in ganzer Länge ausgezeichnet. Die Mikrometerschraube ist in beiden Fällen in bezug auf den Parabasalapparat verschieden hoch eingestellt. Flemmingsche Lösung, E.-H. Vergr. 2700.

Fig. 4. Vorderende einer »breiteren« Form; Suspensoriallamelle und Parabasalfaden deutlich dargestellt. Vergr. 2700.

Fig. 5. Eine »reduzierte« Form. Schaudinnsche Lösung. E.-H. Vergr. 2700.

Fig. 6—12. Kernteilung. Flemmingsche bzw. Schaudinnsche Lösung E.-H. Fig. 6. Die Achse der Spindel, welche in einer Furche des Kernes eingebettet liegt, hat die Richtung senkrecht zur Ebene des Papiers. Fig. 10, 11. Teilung des Blepharoblasten. Autonomie der Blepharoblastdesmose gegenüber der Spindel. Vergr. 2700.

Fig. 13. Kernteilung bei der »reduzierten« Form. Flemmingsche Lösung E.-H. Vergr. 3650.

Tafel XIV.

Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki.

Fig. 14—17. Vorbereitung zur Plasmateilung und Ausbildung der Achsenstäbe der Tochterindividuen. Schaudinnsche, bzw. Flemmingsche Lösung E.-H. Vergr. 2700.

Parajoenia grassii n. g., n. sp.

Fig. 18—22. Hermannsche Lösung. E. H. Fig. 18, Vergr. 3000; Fig. 19, 21, Vergr. 2700; Fig. 20, 22, Vergr. 3650.

Stephanonympha Silvestrii n. g., n. sp.

Fig. 23, 24. Struktur der Pellicula. Vergr. 3650.

Fig. 23 *a* im Profil } bei der Forma major,
Fig. 23 *b* in der Aufsicht }

Fig. 24 in der Aufsicht bei der Forma minor. Hermannsche Lösung. E.-H.

Tafel XV.

Stephanonympha Silvestrii n. g., n. sp.

Fig. 25. Forma minor. Vergr. 1800.

Fig. 26. Forma major. Vorderende. Vergr. 1200.

Fig. 25, 26. Die Blepharoblaste sind nicht sichtbar. HERMANNsche Lösung. E.-H.

Fig. 27 *a*, *b*, *c*. Kerne bzw. Kern mit Parabasalapparat. SCHAUDINNsche Lösung E. H. *a*, *c* Forma minor, *b* Forma major. Vergr. etwa 4000.

Fig. 28. Forma minor in Kernteilung. An einem Kern ist der Parabasalapparat an den Spindelpolen sichtbar. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Eosin. Vergr. 2700.

Fig. 29. Einzelne Stadien der Kernteilung bei Forma minor. Behandlung wie in Fig. 28. Vergr. etwa 4000.

Calonympha grassii A. Foà.

Fig. 30. Fragment des Körperrandes im Profil mit Kernen im Ruhezustand, Blepharoblasten und Parabasalkörpern. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 3650.

Fig. 31. Ein Teil des Scheitels in der Aufsicht. Von den Karyo- und Akaryomastigonten sind zur Darstellung gebracht: Kerne und Parabasalkörper; Blepharoblaste bleiben unsichtbar. SCHAUDINNsche Lösung, Haemalaun-Eosin. Vergr. 3650.

Fig. 32. Fragment des Körperrandes. Von den Karyomastigonten sichtbar: Kerne, Parabasalkörper mit stabförmigen Parabasalfäden (?). Blepharoblaste unsichtbar. FLEMMINGsche Lösung (1 Stunde), E.-H.-Eosin. Vergr. 3650.

Fig. 33. Verschiedene Zustände der Kerne (aus verschiedenen Individuen). SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 3650.

Fig. 34. Fragment des Körperrandes im Profil, die Kerne in Vorbereitung zur Teilung. Behandlung wie in Fig. 33. Vergr. 3650.

Fig. 35. Kernteilungszustände (aus einem Individuum). Behandlung wie in Fig. 33. Vergr. 3650.

Tafel XVI.

Calonympha grassii A. Foà.

Fig. 36. Ein Tier im optischen Schnitt. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H.-Eosin. Vergr. 1500.

Fig. 37. Ein Tier in Totalansicht. Behandlung wie in Fig. 36. Vergr. 2400.

Fig. 38. Ein Tier mit Kernen in Vorbereitung zur Teilung. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 2700.

Fig. 39. Ein Tier mit Teilungszuständen von Karyo- und Akaryomastigonten. Behandlung wie in Fig. 38. Vergr. 2700.

Fig. 40. Ein Karyomastigont in Teilung (die Blepharoblaste bleiben unsichtbar). FLEMMINGsche Lösung. E.-H. Vergr. 3650.

Tafel XVII.

Calonympha grassii A. Foà.

Fig. 42. Aufsicht auf den Scheitel bei tiefer Einstellung (die Akaryomastigonten bleiben in höherer Lage unsichtbar). SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 3300.

Fig. 43. Ein Tier mit fortgeschrittener Teilung von Karyo- und Akaryomastigonten. Behandlung wie in Fig. 42. Vergr. 2700.

Fig. 44. Vorbereitung zur Körperteilung nach vollendeter Teilung der Karyo- und Akaryomastigonten. Behandlung wie in Fig. 42. Vergr. 1800.

Trichomonas batrachorum Perty (*Tr. augusta* Alexeieff?).

Fig. 45. Gesamtansicht. Parabasalapparat. HERMANNsche Lösung. E.-H. Vergr. 2400.

Lophomonas blattarum Stein.

Fig. 46. Gesamtansicht. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 2900.

Oxymonas granulosa n. g. n. sp.

Fig. 47. Gesamtansicht. HERMANNsche Lösung. DELAFIELDS Haematoxylin-Eosin.

Fig. 48. Dasselbe. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. (stark gefärbt) Eosin.

Fig. 49. Vorderkörper. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H.-Eosin.

Fig. 50, 51 *a*, *b*, *c*. Verschiedene Zustände der Kerne. SCHAUDINNsche Lösung. DELAFIELDS Haematoxylin, Eosin.

Fig. 51 *d*, *e*. Behandlung wie in Fig. 49.

Fig. 52. Vorderkörper. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Haematoxylin, Eosin.

Fig. 47—52. Vergr. 3650.

Tafel XVIII.

Oxymonas granulosa n. g. n. sp.

Fig. 53.—59. Kernteilung. Fig. 53—58. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Eosin. Fig. 59. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Haematoxylin, Eosin.

Fig. 60, 61. Zweikernige Formen. Fig. 60. Behandlung wie in Fig. 53; Fig. 61 wie in Fig. 59.

Foaina gracilis n. g. n. sp.

Fig. 62. Forma major.

Fig. 63. Dasselbe. Teilungszustand.

Fig. 64. Forma minor. Fig. 62—64 HERMANNsche Lösung, E.-H.

»Form I«.

Fig. 65. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Eosin.

Fig. 66, 67. SCHAUDINNsche Lösung. DELAFIELDS Haematoxylin, Eosin.

Fig. 68—70. Wie in Fig. 65.

»Form II«.

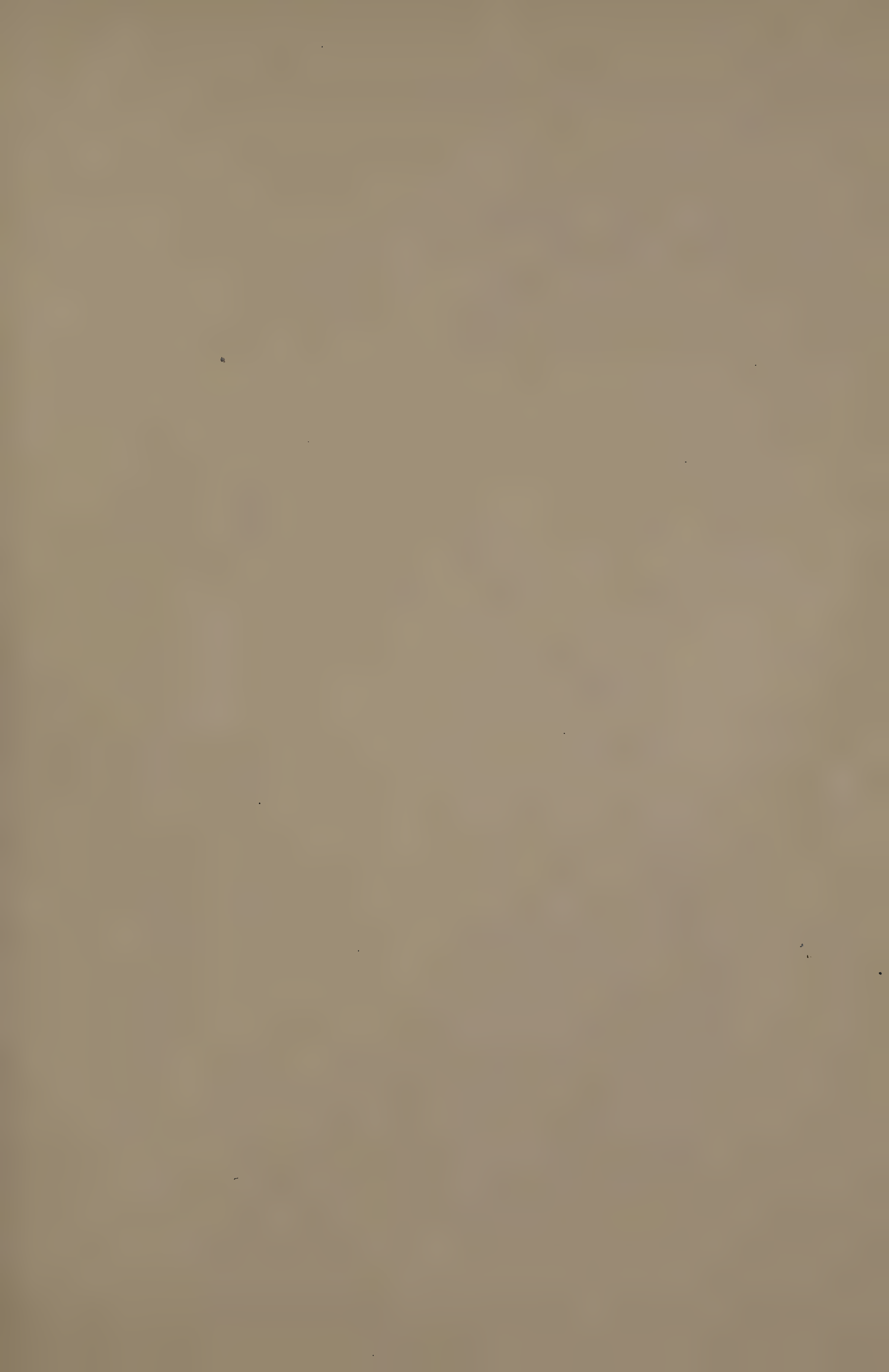
Fig. 71. Typischer vegetativer Zustand.

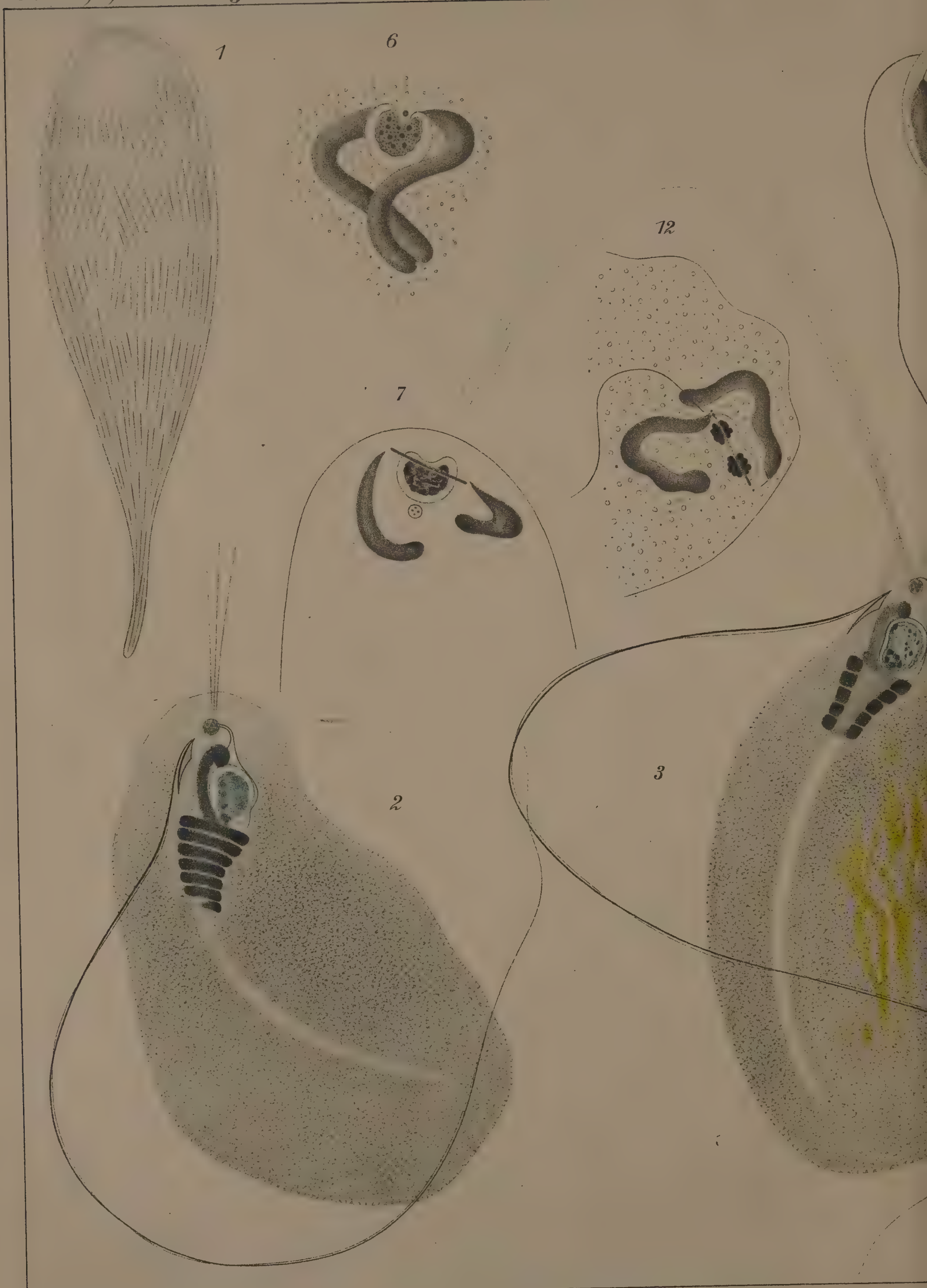
Fig. 72.—73 Kernteilungszustände. Fig. 71—73 HERMANNsche Lösung. E.-H. Eosin.

Fig. 53—73. Vergr. 3650.









Janicki et Monti del.

Verlag v. Wilhelm E

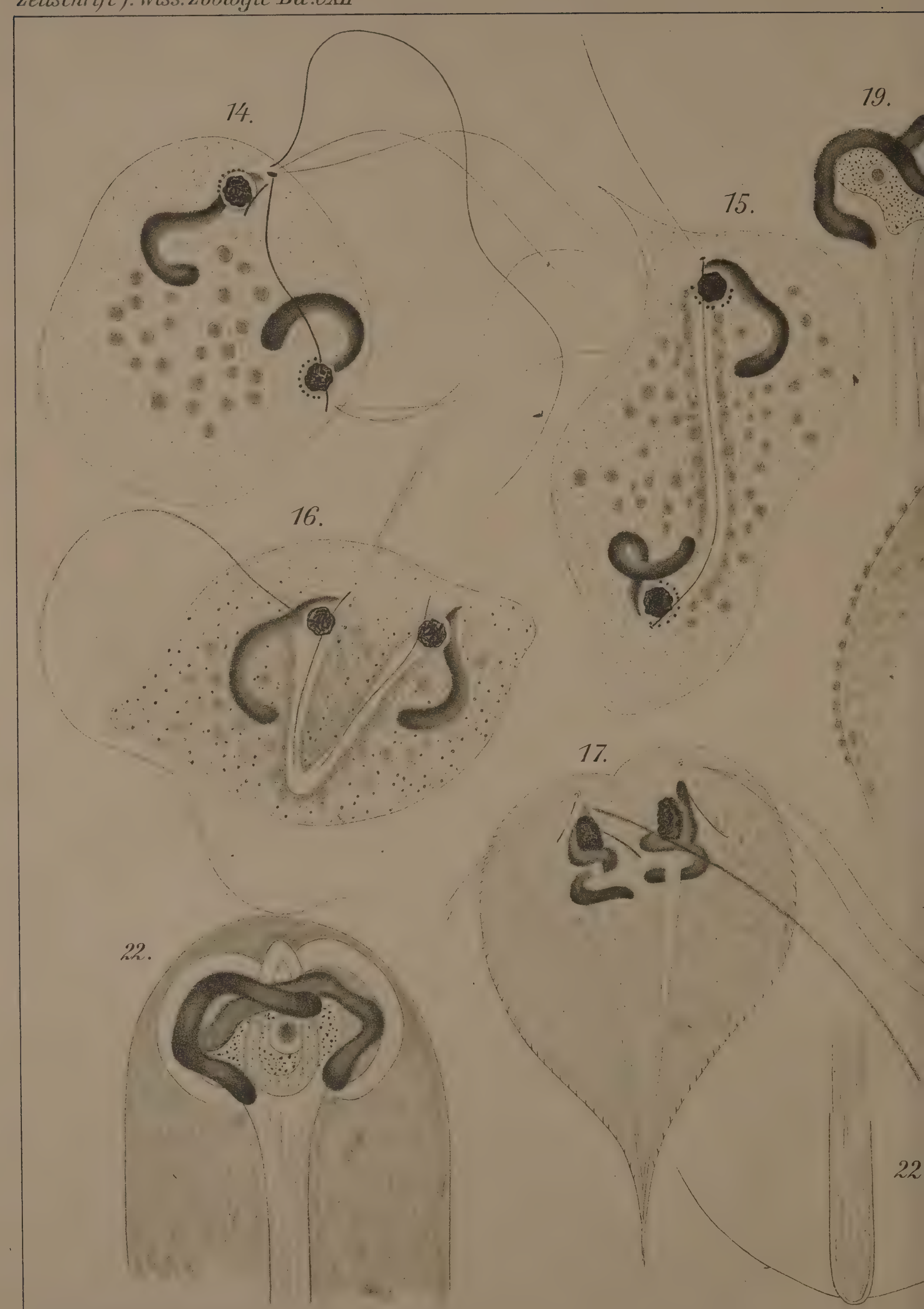


ann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



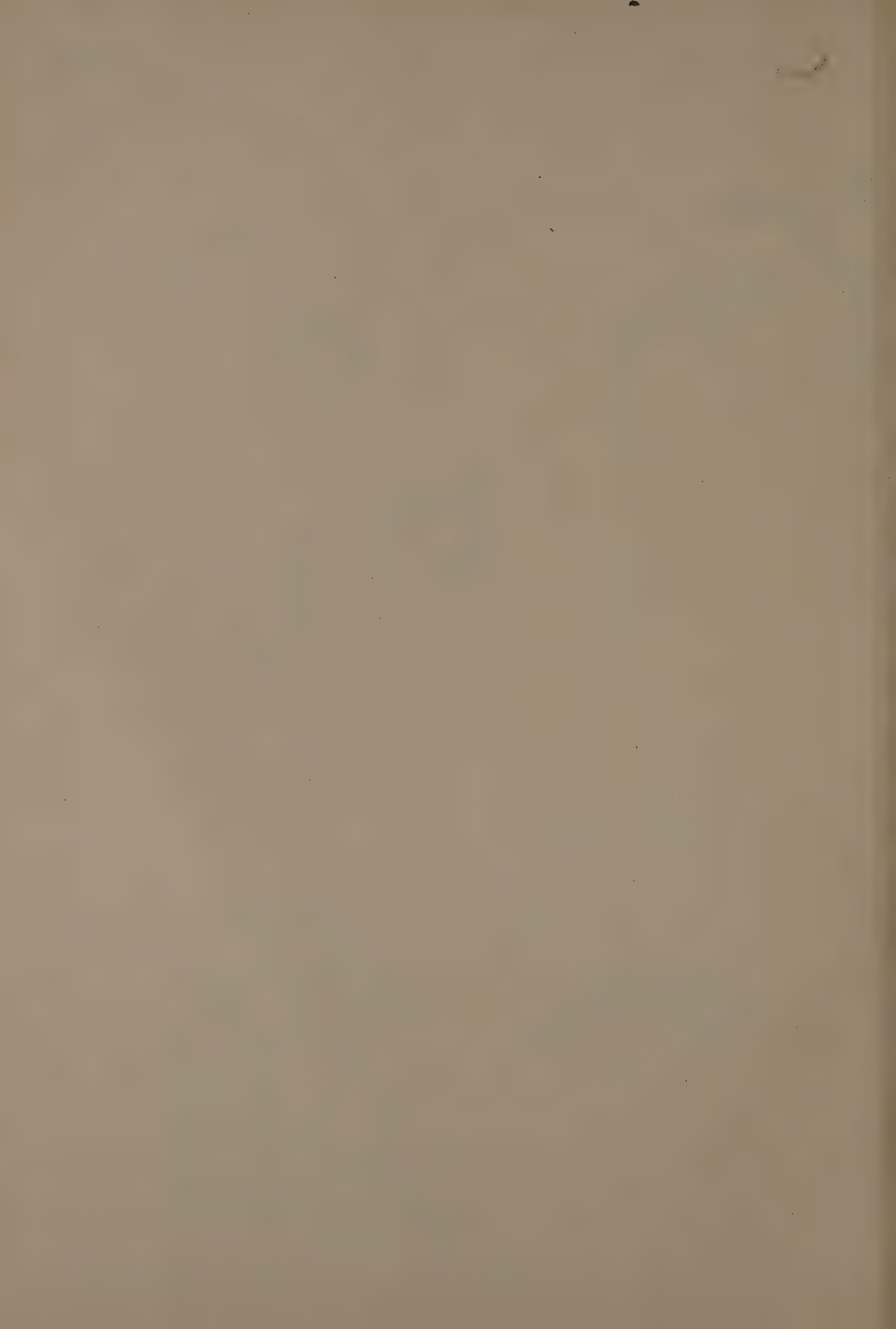



14.
15.
16.
17.
19.
22.
22



ann in Leipzig

Lith.Anst.v.E.A.Funke Leipzig

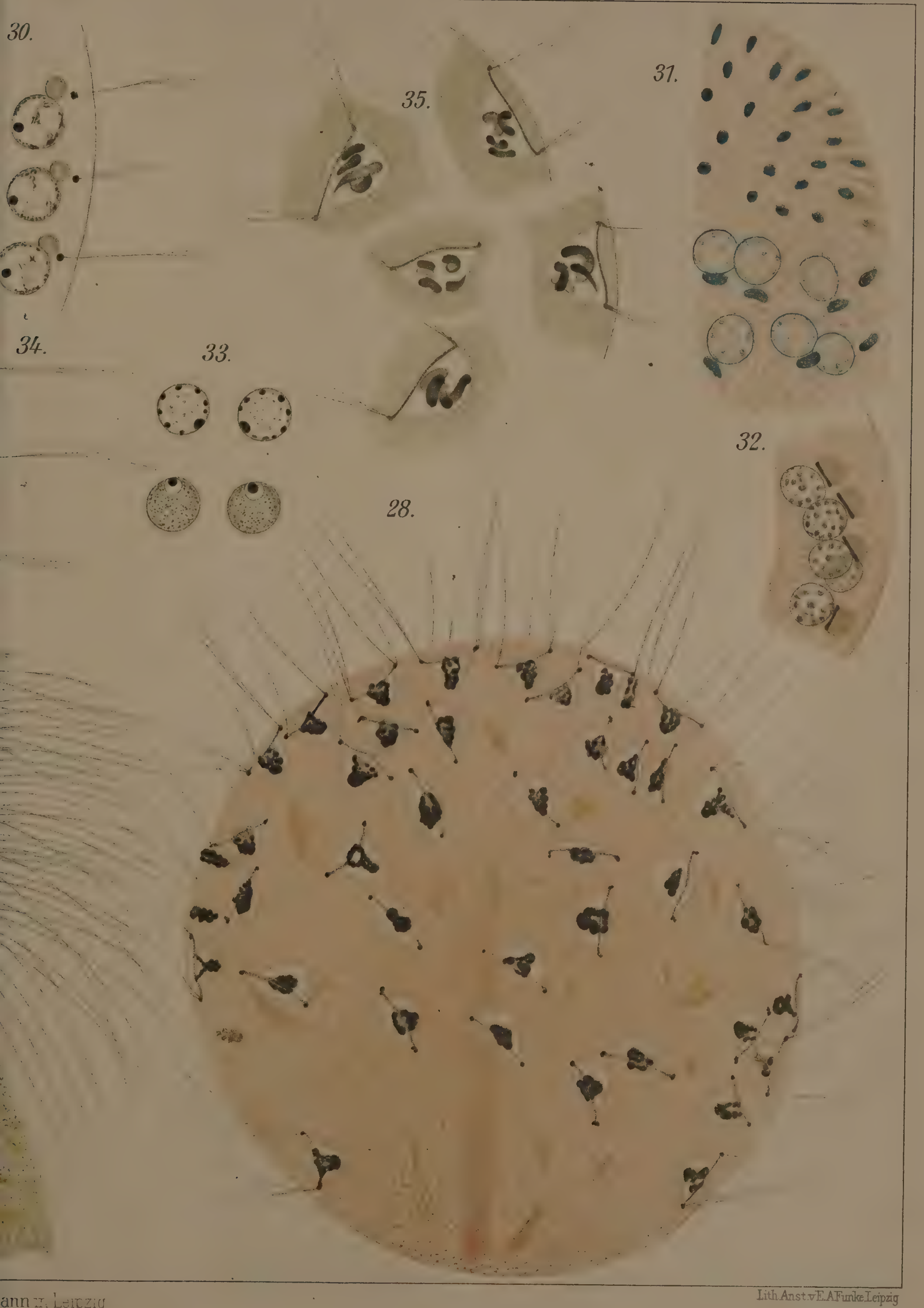






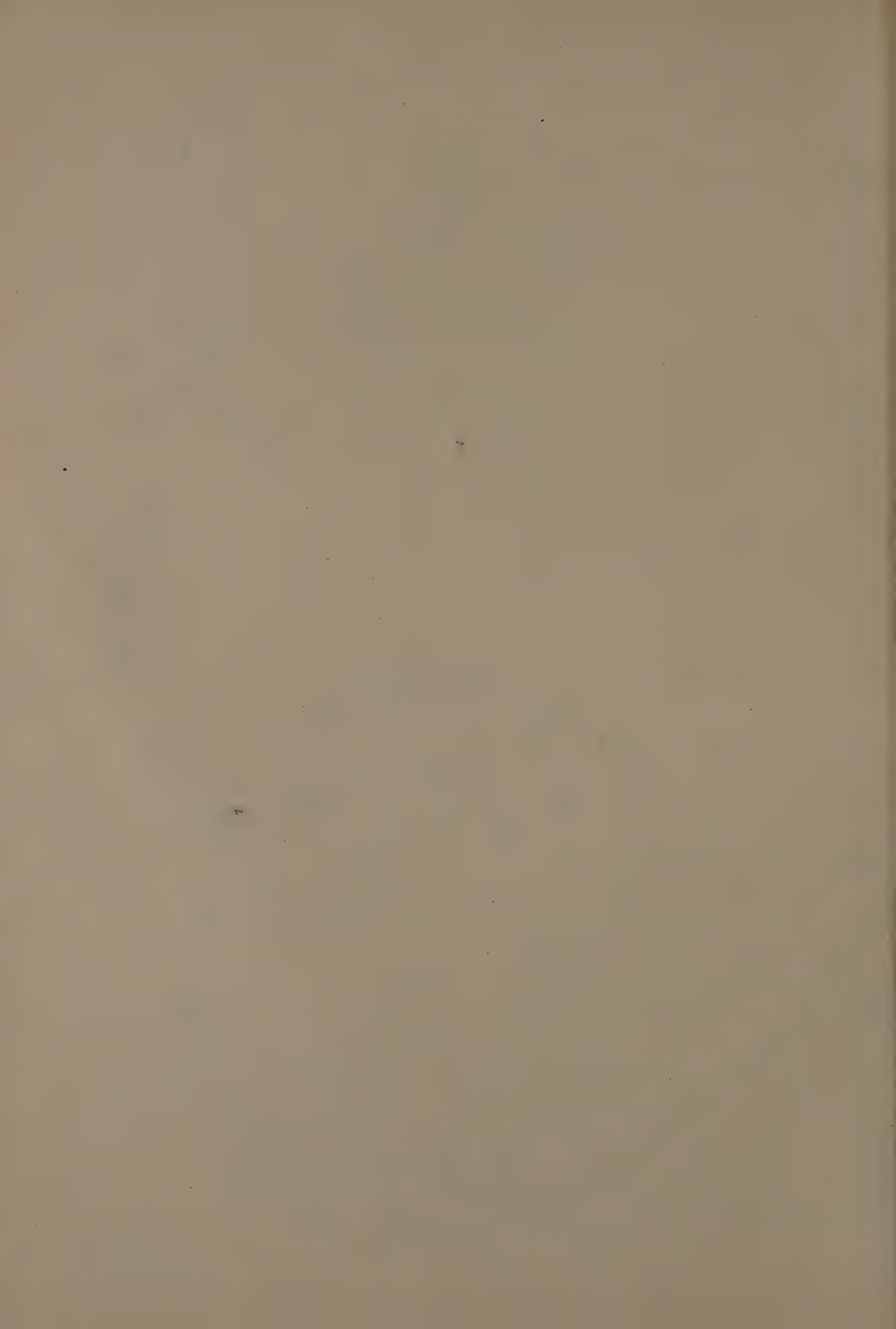
Janicki et Monti del.

Verlag v. Wilhelm En



ann u. Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig







Janicki et Monti del.

Verlag v. Wilhelm Eng

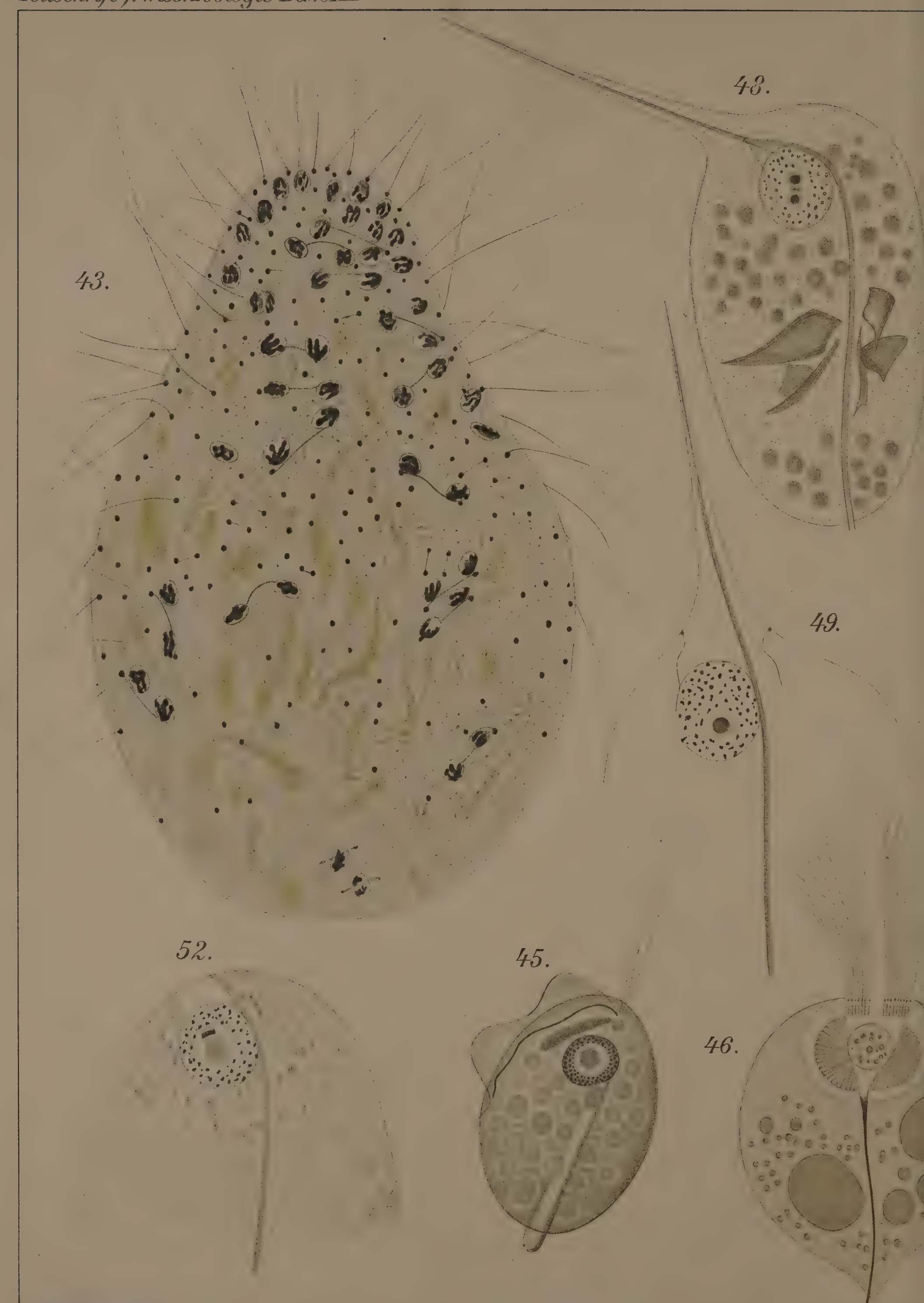


nn in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig







Janicki et Monti del.

Verlag v. Wilhelm Eng



ann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

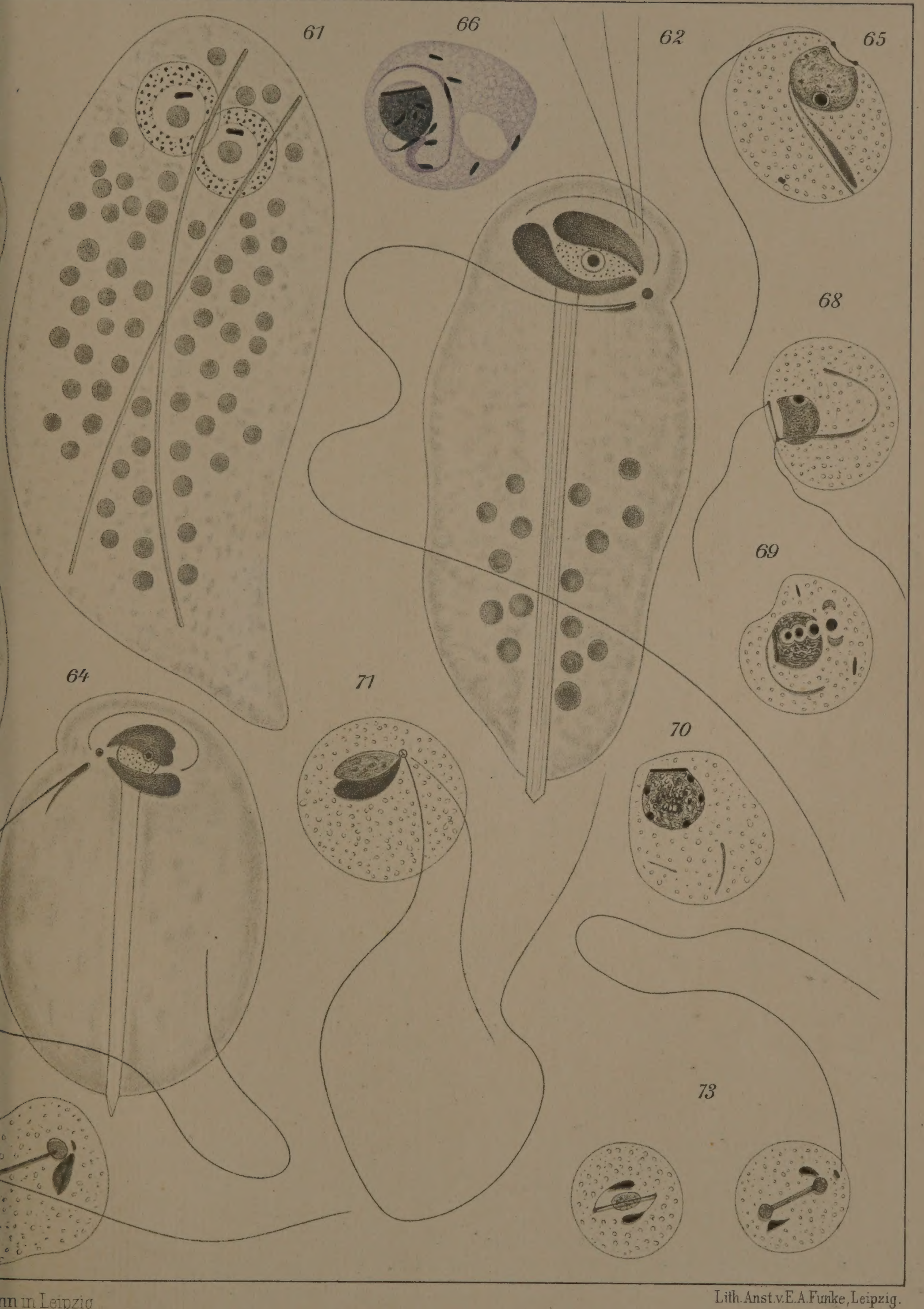






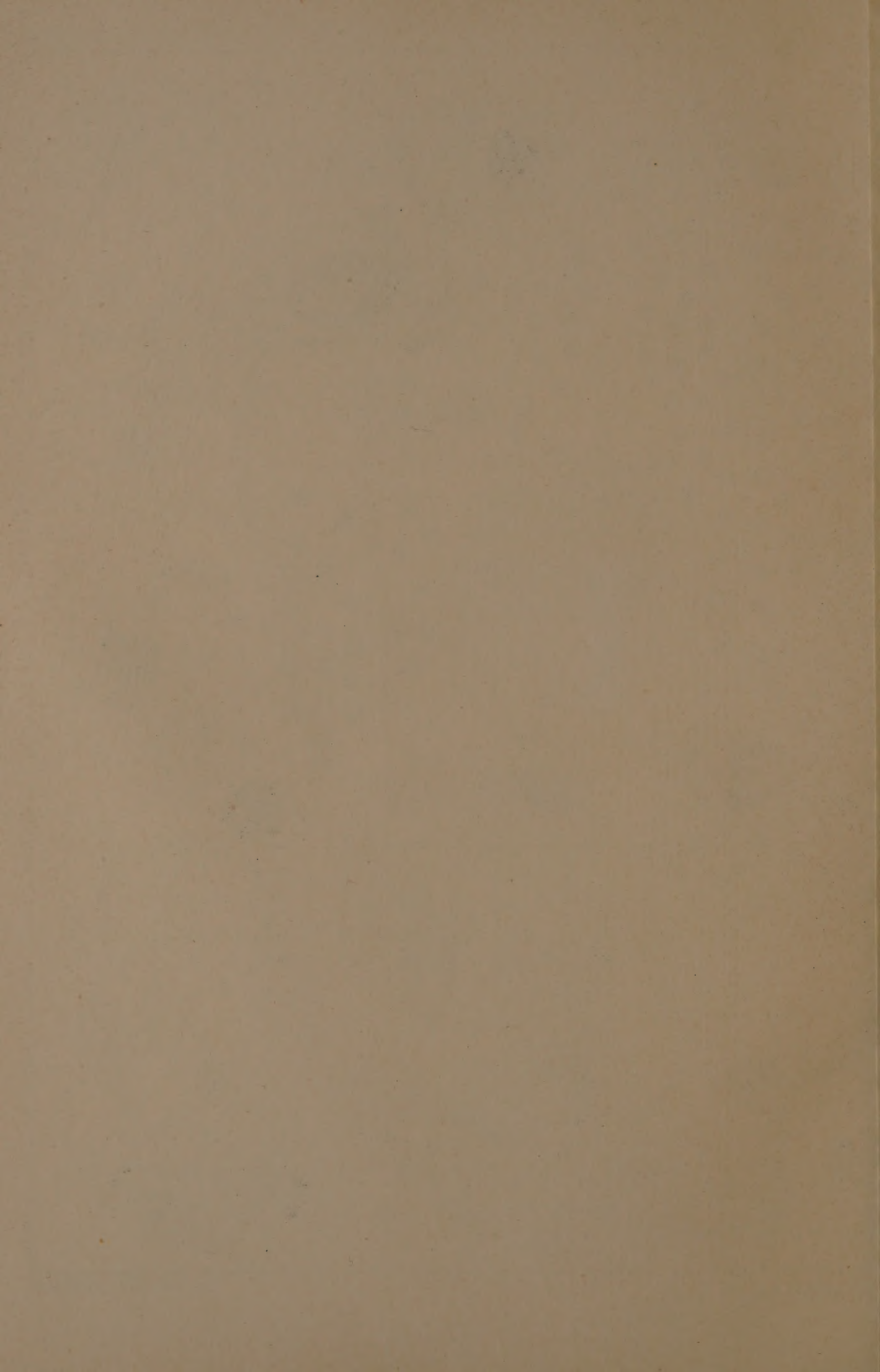
Janicki del.

Verlag v. Wilhelm En



…nn in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Atlas zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges

von

Ludwig Bach und **R. Seefelder**
weil. Professor in Marburg — Privatdozent in Leipzig

Mit 82 Figuren im Text und 50 Tafeln. ℳ 78.—

I. Lieferung gr. 4. S. 1—18. Mit 24 Figuren im Text und Tafel I—XV mit 15 Blatt Tafelerklärungen. ℳ 20.—

II. Lieferung gr. 4. S. 19—74. Mit 30 Figuren im Text und Tafel XVI—XXXIV mit 19 Blatt Tafelerklärungen. ℳ 36.—

III. Lieferung gr. 4. IV. S. 75—148. Mit 28 Figuren im Text und Tafel XXXV—L mit 16 Blatt Tafelerklärungen. ℳ 22.—

Auszug aus den Urteilen der Fachpresse:

Mit diesem ersten Hefte beginnt ein Werk zu erscheinen, wie es die embryologische Literatur bisher nicht aufzuweisen hatte: ein monographischer Atlas der Entwicklungsgeschichte eines Organs, des Auges, dargestellt einzig und allein an menschlichem Materiale. Eine im wissenschaftlichen Leben nicht häufige Liberalität und das weitestgehende Entgegenkommen der glücklichen Besitzer gut konservierter menschlicher Embryonen ermöglichte es B. u. S., gute Serien auch der jüngsten Stadien zusammen zu bringen, wie man sie nicht leicht wieder vereint sehen wird. *Schmidt's Jahrbücher der Medizin.*

Eine hervorragende, äußerst wertvolle Bereicherung der medizinischen Literatur bedeutet das vorliegende Werk, und nicht nur der Ophthalmologe, sondern jeder, der sich für Entwicklungsgeschichte interessiert, wird den bei[...] fassern für diese wohl einzig in ihrer Art dastehende Arbeit Dank wis[...] ist ein wahrer Genuß, mit Hilfe der prächtigen Abbildungen sich in [...] dium der Entwicklungsgeschichte des Menschenauges zu vertiefen.
Deutsche Ärzte-Z[...]

Jeder Versuch, dieser hervorragenden Arbeit in einem kurzen Re[...] recht zu werden, ist von vornherein aussichtslos. Sie stellt eine w[...] Bereicherung unserer Literatur über das Auge dar. *Reichs-Medizinala[...]*

Das Werk beabsichtigt eine einheitliche Darstellung der Entwic[...] gänge des menschlichen Augapfels an der Hand eines auch an Qualität[...] freien Untersuchungsmaterials. So weit sich bis jetzt übersehen [...] dieses Vorhaben der Verfasser von bestem Erfolge gekrönt sein.
Münchener Medizinische Woche[...]

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.